

Untersuchungen
über die Organogenese
des Kreislaufsystems
von *Octopus vulgaris* Lam.

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Sigurd v. BOLETZKY

aus Basel

1964
—

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1968

Untersuchungen
über die Organogenese
des Kreislaufsystems
von *Octopus vulgaris* Lam.

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Sigurd v. BOLETZKY

aus Basel

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1968

*Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann
und Dr. H. Nüesch.*

Basel, den 24. Oktober 1967.

Prof. Dr. H. HUBER

Dekan



Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*
Tome 75, fascicule 4, 1968

CURRICULUM VITAE

Am 6. Juli 1942 wurde ich, Sigurd v. Boletzky, als Sohn des Dipl.-Ing. Gleb v. Boletzky, und der Elisabeth-Charlotte, geb. Schmidt, in Frankfurt a. M. geboren.

Seit 1949 mit meinen Eltern in Basel wohnhaft, wo mein Vater in einem Unternehmen der elektrotechnischen Branche als Prokurist und Abteilungsleiter wirkt, erhielt ich im Jahr 1960 die Schweizer Staatsangehörigkeit mit Bürgerrecht in Basel.

Nach dem Besuch der Primarschule trat ich im Frühling 1953 in das Basler Humanistische Gymnasium ein; im Frühjahr 1961 erhielt ich das Zeugnis der Reife und immatrikulierte mich an der Universität Basel zum Studium der Zoologie. Als Nebenfächer wählte ich Botanik, Geologie-Paläontologie und Bakteriologie-Hygiene.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse der Herren Professoren und Privatdozenten H. Erlenmeyer, E. Flückiger, Th. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, H. Laubscher, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, H. Schaub, W. Stingelin, J. Tomcsik, L. Vonderschmitt, H. Zoller.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel und am Laboratoire Arago (Faculté des Sciences de Paris) in Banyuls-sur-Mer (P.-O.).



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

von

S. v. BOLETZKY

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer (P.-O.)

Mit 20 Textabbildungen und einer Tafel

INHALT

EINLEITUNG	766
HISTORISCHER ÜBERBLICK	766
MATERIAL UND METHODE	768
Erste Spalträume und Anlage des venösen Systems (Stad. VIII, IX)	770
Erste Kreislaufperiode: die Stadien der reinen Dottersackzirkulation (Stad. IX-XII)	777
Die Ausbildung der zentralen Kreislauforgane: Ventrikel und Kiemenherzen (Stad. XII, XIII)	786
Zweite Kreislaufperiode: die Stadien der Ablösung des Dottersackkreislaufs durch die zentralen Kreislauforgane (Stad. XIII-XVI)	791
Zur Entwicklung des Kreislaufsystems während der dritten Kreislaufperiode (Stad. XVI - Schlüpfzustand)	803
SCHLUSSBETRACHTUNG	805
ZUSAMMENFASSUNG	807
RÉSUMÉ	808
SUMMARY	809
ZEICHENERKLÄRUNG	810
LITERATUR	812

EINLEITUNG

Die Organogenese des Kreislaufsystems der Cephalopoden fand ihre erste Darstellung 1877 durch BOBRETZKY. Seine und die Mehrzahl der späteren Beschreibungen bezogen sich auf die Entwicklung der Decapoden, vor allem des Kalmars *Loligo vulgaris*. Als wichtigste sind NAEFS (1909) Untersuchungen über die Entwicklung des Coelomsystems und der zentralen Blutgefäße von *Loligo* zu nennen. Eine zusammenhängende Darstellung der entsprechenden Entwicklung — besonders auch hinsichtlich des Cephalopodiums — bei Octopoden steht bis heute aus.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht einerseits darin, mit der Darstellung der frühen Entwicklung des Kreislaufsystems eines Octopoden die morphologische Grundlage für einen Vergleich mit Decapoden zu liefern; andererseits soll die Beschreibung dieser frühen Entwicklungsphase eine plastische Vorstellung von den betreffenden Bildungsprozessen vermitteln.

In diesem Zusammenhang kann auf eine eingehende Schilderung der späten Embryonalstadien, in denen die histologische Differenzierung der Organanlagen im Vordergrund steht, verzichtet werden.

Da der Erhaltungszustand des älteren Materials, das mir von anderen Octopodenarten zur Verfügung stand, eine genaue histologische Untersuchung teilweise verunmöglichte, beschränke ich mich auf die Darstellung der Entwicklung bei *Octopus vulgaris*, von dem ich ein reichhaltiges Untersuchungsmaterial für Lebendbeobachtung und histologische Bearbeitung erhalten konnte.

Für die Benennung aller Gefäße und Sinusbildungen halte ich mich an die vorzügliche Arbeit GRIMPES (1913) über das Blutgefäßsystem der Octopoden.

Die vorliegenden Untersuchungen entstanden auf Vorschlag und unter Leitung von Herrn Prof. A. Portmann, Vorsteher der Zoologischen Anstalt der Universität Basel. Für die mannigfaltige Hilfe und Beratung, die mir zuteil wurde, möchte ich meinem verehrten Lehrer sehr herzlich danken; ebenso Frau Dr. K. Mangold-Wirz, Maître de Recherche au C.N.R.S., die meine Arbeit in Banyuls entscheidend gefördert hat.

Ganz besonders verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. P. Drach, Directeur du Laboratoire Arago, und seinem Stellvertreter, Herrn Dr. L. Laubier, für ihre freundliche Aufnahme im Laboratorium von Banyuls und für das stete Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben.

HISTORISCHER ÜBERBLICK

BOBRETZKYS in russischer Sprache erschienene *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden* (1877), die eine ausführliche Schilderung der Entwicklung des Kreislaufsystems enthalten, waren mir leider nicht zugänglich, so

dass ich mich in dieser Hinsicht auf die Angaben FAUSSEKS stützen muss, der im übrigen BOBRETZKYS Darstellung mit wenigen Vorbehalten als richtig bezeichnet.

FAUSSEKS *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden* (1901) ist eine kurze Beschreibung der Blutgefässanlagen, eine Darstellung des Sinus posterior und seiner Reduktion sowie der Herz- und Kiemenherzanlagen von *Loligo vulgaris* zu entnehmen. Ein längeres Kapitel widmet FAUSSEK der Beschreibung des Blutes und der Zellen, die sich in Kiemenherzen, Gefässen und vor allem im Augensinus finden.

Eine ausführliche Beschreibung der embryonalen Entwicklung der zentralen Kreislauforgane gibt NAEF (1909) in seiner Arbeit über *Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo*, die er 1910 durch eine Studie *Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems der Cephalopoden* ergänzt. In diesem Nachtrag finden wir die einzigen Angaben über die Gefässentwicklung bei Octopoden. Im Embryologie-Teil (1928) seiner grossen Cephalopoden-Monographie erörtert NAEF die Entwicklung des Blutgefäss-Systems nicht weiter.

Nach physiologischen Gesichtspunkten betrachtet PORTMANN (1926) die Ausbildung des embryonalen Kreislaufs in seiner Arbeit *Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei Loligo vulgaris*. Hier finden wir eine zusammenhängende Schilderung des gesamten embryonalen Kreislaufs und seiner physiologischen Bedeutung für den wachsenden Embryo. Zum ersten Mal ist auch die Koordination der pulsatilen Organe einer genauen Analyse unterzogen worden.

Seit der Veröffentlichung dieser Untersuchungen hat die Organogenese des Kreislaufsystems der Cephalopoden keine eingehende Darstellung mehr gefunden.

Von den Arbeiten über die Organisation der Adulten sei hier noch einmal auf die eingangs erwähnte Beschreibung durch GRIMPE (1913) *Das Blutgefässsystem der dibranchiaten Cephalopoden (Teil I. Octopoda)* hingewiesen, in der alle früheren Untersuchungen zu diesem Thema verarbeitet sind.

Abgesehen von diesen speziellen Untersuchungen über das Kreislaufsystem und seine Entwicklung sind zahlreiche Untersuchungen der allgemeinen Embryogenese von *Octopus* gewidmet worden.

Nach den älteren Darstellungen durch LANKESTER, KORSCHOLT u. HEIDER und APPELLÖF hat NAEF in seiner Monographie eine erste umfassende Beschreibung der Embryogenese von *Octopus vulgaris* gegeben. Seine ausgezeichneten Totalansichten von fixierten Embryonen und die Schilderung vor allem der äusserlich feststellbaren Veränderungen vermitteln indessen kein vollständiges Bild von der Organogenese, wenn auch die wenigen beigegebenen Schnittbilder durchaus aufschlussreich sind.

Wichtige Aufschlüsse über das Embryonalleben von *Octopus* geben PORTMANNS Beobachtungen (Lageveränderungen des Keims u. a.), und die zahlrei-

chen Arbeiten SACARRÃOS runden das Bild weiter ab, besonders was die Rolle des Dotterorgans in der Embryonalentwicklung betrifft. Wertvolle Angaben über embryonales Grössenwachstum, über die frühembryonale Phase sowie über die Entwicklung einzelner Organe liefern schliesslich die neueren Untersuchungen von V. ORELLI, V. ORELLI u. MANGOLD-WIRZ und FIORONI. Die Filmaufnahmen von PAINLEVÉ (unter der wissenschaftlichen Leitung von PORTMANN, V. ORELLI und FIORONI) über die Entwicklung von *Octopus vulgaris* bilden eine meisterhafte Dokumentation zu diesen Arbeiten.

Schliesslich sei auf die gleichzeitig mit der vorliegenden Arbeit erscheinenden Untersuchungen MARTHYs hingewiesen, die eine umfassende Darstellung der Entwicklung des Cœlomkomplexes von *Octopus* enthalten.

MATERIAL UND METHODE

Das embryologische Material zu der vorliegenden Untersuchung entstammt dem Laich von Zuchttieren, die mit Schleppnetz und in Reusen in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer gefangen und dann in speziellen Aquarien gehalten wurden. Jedes dieser Aquarien war mit einem festen Unterschlupf aus Stein ausgestattet, der sowohl die Kontrolle der Tiere als auch die Entnahme von Laichproben gestattete. Die Zucht ergab im Juli 1965 und im Juni 1966 je einen reichhaltigen Laich.

Lebend beobachtet und photographiert wurden die Embryonen unter der Binokularlupe und unter dem Mikroskop bei schwachen Vergrösserungen. Zur Verdeutlichung der Kreislauforgane injizierte ich mit feinsten Glaskapillaren eine kolloidale Kohlenstoffsuspension¹. Die Schwierigkeiten, die sich bei Objekten mit einer Gesamtlänge von ca. 2 mm ergeben (in frühen und mittleren Stadien misst der Embryo ohne äusseren Dottersack ca. 1 mm), liegen auf der Hand. Die besten Ergebnisse erzielte ich bei Injektion eines Augensinus; dabei blieb der andere, symmetrisch angelegte intakt. Bei richtig getroffenem Einstich füllt sich der Kopfsinus augenblicklich, und die Injektionsflüssigkeit schießt sofort in die Vena cava ein, von der aus dann der Rückensinus, die Kiemenherzen und — in den späteren Stadien — auch die Kiemengefässe gefüllt werden. Da nicht unbeschränkt Injektionsflüssigkeit eingeführt werden kann, ohne dass der Embryo stark beschädigt wird, kommt es auf diese Weise zu keiner arteriellen Injektion. Immerhin ergaben sich mit dieser Methode einige wertvolle Bestätigungen zu den Befunden aus der mikroskopischen Untersuchung. Die Embryonen jüngerer Stadien (unter Stad. XI) konnten leider nicht injiziert werden; die dünne Gewebeschicht lässt sich bei aller erdenklichen Vorsicht nicht anstechen, ohne dass auch die Dotter-

¹ Wertvolle Anleitung zur Durchführung dieser Injektionen verdanke ich Herrn Doktor A. E. Stuart (Edinburgh).

hülle verletzt wird. Das Ektoderm ist hochelastisch und gibt der (vergleichsweise äusserst groben) Spitze der Kapillare so lange nach, bis eine Kontrolle des Einstichs nicht mehr möglich ist. Die Injektion der Mantelgefässe, die bei *Loligo* ohne weiteres nach oben beschriebenen Vorgehen eintrat, blieb bei *Octopus* aus.

Zur histologischen Bearbeitung wurden die Embryonen vor allem nach Bouin-Hollande und Halmy sowie in SUSA-Gemisch fixiert. Als Einbettungsmedien gelangten Paraffin (Prolabo) und Ester-wax (British Drug House) zur Anwendung. Die Esterwax-Einbettung zeitigt besonders bei der Bearbeitung des dotterreichen jüngeren Materials zum Teil bessere Resultate als die Verwendung von Paraffin. Die 7 μ dicken Schnitte wurden mehrheitlich mit Hämatoxylin-Eosin und Azan gefärbt. Ferner standen mir die vorzüglichen, nach Masson gefärbten Präparate meines Freundes und Kollegen J. Marthy zur Verfügung. Zum Vergleich konnte ich ferner auf ältere Schnittserien von Arbeiten v. ORELLIS zurückgreifen.

Im Interesse einer besseren topographischen Übersicht der Sinus- und Gefässentwicklung sind die zeichnerischen Rekonstruktionen entstanden. Dazu wurden die mit Projektionsspiegel angefertigten Zeichnungen jedes oder jedes zweiten Schnittes einer vollständigen Querschnittserie in eine senkrecht zur Schnittebene stehende Grundrissebene zeichnerisch projiziert. Die so entstehenden, nicht perspektivischen Umrissbilder können die gewünschte Plastizität durch Schattierung erhalten.

Hinsichtlich der Definition des Entwicklungsstandes halte ich mich an die Stadienbestimmung nach NAEF (1928). Allerdings möchte ich hier den Ausdruck Stadium seinem ursprünglichen Sinn gemäss als Zeitabschnitt verstanden wissen, nicht als momentanen Entwicklungszustand. Ein Embryo im Stad. X in NAEFs Atlas befindet sich somit in einem Zustand, den wir als *mittleres* Stad. X bezeichnen müssen. Stad. X-XI steht entsprechend für einen mittleren Zustand zwischen spätem Stad. X und frühem Stad. XI. Es muss indessen hervorgehoben werden, dass diese Stadiendefinierung, die sich an äussere Merkmale hält, bei der Untersuchung innerer Organe nur relative Geltung hat. Häufig treten Entwicklungsverschiebungen (Heterochronien) auf, die in einem Individuum Unterschiede bis zu einer Stadieneinheit ausmachen können.

Was die räumliche Orientierung des Embryos betrifft, folge ich der herkömmlichen Bezeichnung, die der Schwimmstellung der Adultform entspricht (nicht also der älteren „für phylogenetische Erörterungen üblichen vergleichend morphologischen Orientierung). Der Armkranz befindet sich somit vorn oder rostral, der Trichter unten oder ventral, die Spitze des Mantelsackes hinten oder caudal.

ERSTE SPALTRÄUME UND ANLAGE DES VENÖSEN SYSTEMS (STAD. VIII, IX)

Vor der Beschreibung der ersten Lakunenbildungen sei der Ausgangszustand im Stad. VII-VIII kurz geschildert.

Stad. VII-VIII. Der embryonale Teil der „Keimscheibe“, den wir seiner Form gemäss als Embryokalotte bezeichnen können, reicht bis ungefähr an den Äquator des Eies, das zu diesem Zeitpunkt sehr viel gedrungener ist als in der frühesten Periode der Keimentwicklung und nur noch etwa zwei Drittel der Chorion-Länge einnimmt. Der ausser-embryonale Teil des Keimes, die ectodermale Dotterhülle, die von einzelnen Mesodermzellen und von dem Dottersyncytium unterlagert ist, beginnt, sich über der Rundung des vegetativen Eipoles ringförmig zu schliessen. In diesem Zustand rotiert der Embryo mit seiner Dottermasse bereits (sehr langsam) um seine Längsachse (PAINLEVÉ, Film, 1958). Noch vor dem völligen Verschluss der Dotterhülle setzt die Blastokinese ein, so dass Schnitte senkrecht zur Eiachse den Embryo in den verschiedensten Schräglagen treffen.

Der Embryo, der als relativ dünnwandige Kalotte den Dotter umgibt, zeigt eine klare Sonderung in Ectoderm, Mesoderm und die Mitteldarmanlage (Mesentoderm), die als einschichtiger, transversaler Epithelstreifen dem Dottersyncytium aufliegt (vgl. BOLETZKY, 1967). Als Ectodermverdickungen sind die Anlagen vor allem der Kopforgane zu erkennen, als Mesodermverdickungen die des Mantelwulstes und der Kiemenbasis, die der Mitteldarmanlage überlagert das Anlage-material des Coelomkomplexes (MARTHY, 1968) und der zentralen Kreislauforgane enthalten.

Im Zentrum der Mantelanlage ist das Schalensäckchen bereits völlig versenkt und beginnt, lateralwärts auszuwachsen. Alle übrigen Auffaltungsprozesse sind erst in ihren Anfängen zu erkennen.

In dieser letzten Phase der Dotterüberwachsung — unmittelbar vor oder mit gerade einsetzender Blastokinese — löst sich das Dottersackectoderm hinter seinem noch weiter vorrückenden Rand von der Dotteroberfläche und gibt einen vorerst äusserst flachen Spaltraum frei, der von zahlreichen Mesodermzellen, den späteren kontraktilem Aufhängeelementen des Dottersackes, durchsetzt ist. Die Embryokalotte selber steht noch in festem Zusammenhang mit dem Dottersyncytium.

Im Laufe der Blastokinese löst sich der vorderste Abschnitt des Embryos ebenfalls teilweise von der Dotteroberfläche ab.

Stad. VIII. Im Stad. VIII (Abb. 1) reichen diese frühesten Spalträume bis auf die Höhe von Stomodaeum und Statocystenanlagen, wo sie gleichzeitig auch am ausgeprägtesten in Erscheinung treten (Abb. 2). Ihre übrigen Teile entsprechen in ihrer Tiefe einer Zell-Lage, indem die zahlreich eingestreuten Mesoderm-

zellen sowohl mit dem überlagernden massiven Mesodermgewebe als auch mit dem Dotterepithel in fester Verbindung stehen.

Armkranz, Mundfeld und die Anlagen von Augen und optischen Ganglien liegen dem Dotter weitgehend geschlossen an.

Tiefere Lakunen¹ sind — wie oben erwähnt — einzig im hintersten Teil dieser frühen Spalträume zu verzeichnen (Abb. 2). Auch ihre Tiefe entspricht indessen nur der weniger Zelleinheiten. So haben sich auf beiden Seiten des Stomodaeums bei dessen Einfaltung grössere Lakunen geöffnet, die lateral- und caudalwärts rasch verstreichen. Auf der Ventralseite erweitert sich die von den Ventralarmen seitlich eingengte Spalte zu einer deutlich tieferen Lakune, die sich zwischen den flachen Gruben der Statocystenanlagen ausbreitet. In Querschnittpräparaten fällt an ihr das weitgehende Fehlen von Mesodermelementen über mehrere Schnitte auf. In Anlehnung an die Bezeichnung „Gürtelband“, die NAEF für das oberflächliche Verbindungsstück der Statocystenanlagen verwendet, möchte ich diesen im folgenden wichtigen Blutraum als „Gürtelsinus“¹ bezeichnen. Den hinteren Abschluss dieser ventralen Lakunenzonen bilden die Anlagen der Visceralganglien, die vom Hinterrand der Statocystenanlagen medialwärts ziehen, sowie medial der anschliessende massive Mesodermkomplex mit der frühen Mitteldarmanlage.

Im hinteren Teil der Embryokalotte fällt an der dünnen dorsalen Decke, die eine klare Unterscheidung von Ecto- und Mesoderm nicht mehr zulässt, eine starke Auflockerung der untersten Zellschicht auf.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen zwei kleine Spalten, die seitlich im Mesoderm über den Leberteilen der Mitteldarmanlage auftreten (Abb. 3). Rostralwärts verstreichen sie unter den Anlagen der Visceralganglien. Ihr caudal blind endender hinterer Teil ist vom umgebenden Mesoderm mitunter auffällig scharf begrenzt. Sie bezeichnen das Zentrum der Mesoderm aufspaltung, die zur Ausbildung des noch lange zweiteiligen Sinus posterior führt.

Die Spalträume in dieser ersten Phase der Sinusbildung sind zweifellos alle mit Flüssigkeit gefüllt. Auf den Schnittpräparaten erscheint das Sediment in den Lakunen stellenweise sehr locker ausgeflockt. Ein Vergleich mit älteren Stadien zeigt aber, dass sich diese Struktur nicht wesentlich ändert, in den später grösseren Sinusräumen indessen weniger auffällig wird. Nur solche mit Sediment gefüllte Spalträume lassen sich — besonders in diesen frühen Stadien — mit einiger Sicherheit als Lakunen erkennen. Andererseits kann anhand histologischer Schnitte oft nicht entschieden werden, ob dem Dotter anliegendes Gewebe mit diesem fest verbunden ist oder nur in engem Kontakt ohne plasmatischen Zusammenhang

¹ Die Bezeichnungen „Lakune“ und „Sinus“ werden im Folgenden wahlweise verwendet, indem eine Unterscheidung nach herkömmlichem Muster in der frühen Ontogenese nicht möglich ist. Sowohl Sinus als auch Gefässe bilden sich aus lakunären Spalträumen (s. NAEF, 1909).

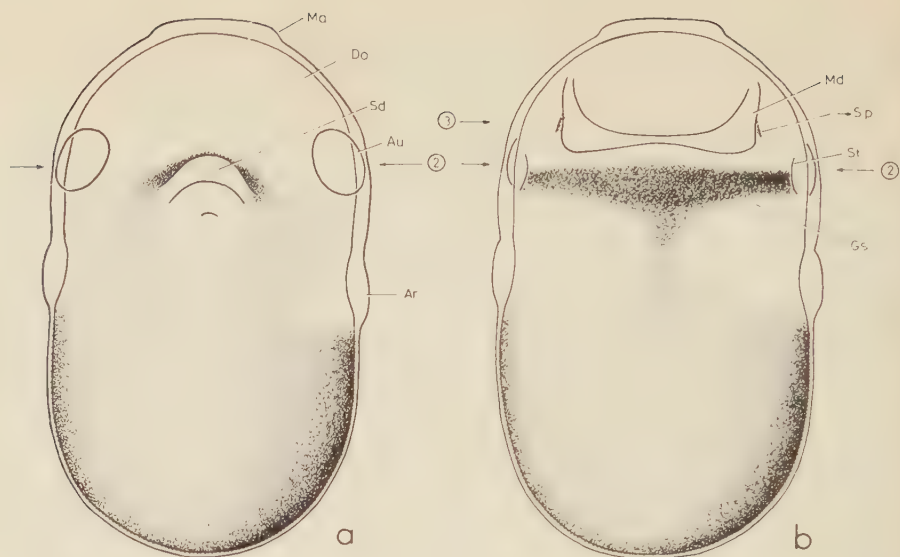


ABB. 1.

Stad. VIII. a) dorsal; b) ventral.

Die mit 2 und 3 bezeichneten Schnittebenen weisen auf die Abb. 2 und 3 hin; entsprechend in allen folgenden Totalansichten (Rekonstruktionen).

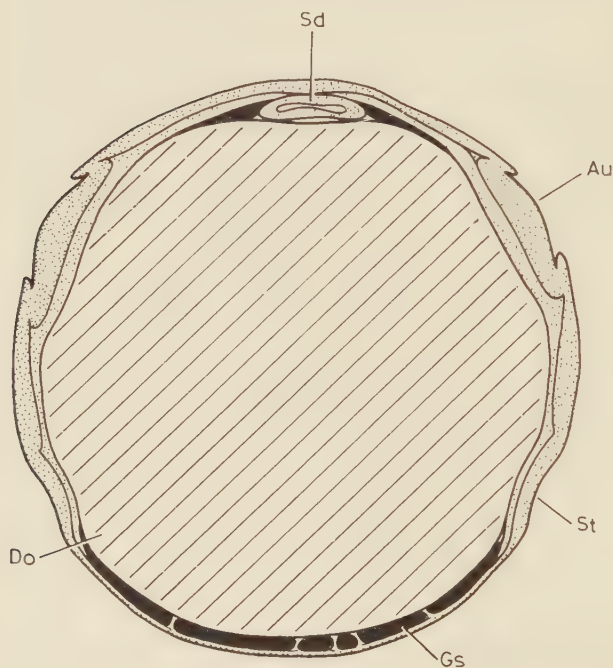


ABB. 2.

Stad. VIII (Querschnitt). „Gürtelsinus“ und Stomodaealsinus.

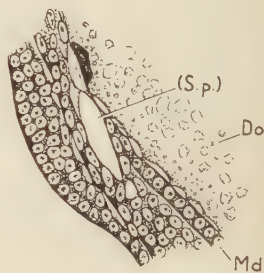


ABB. 3.

Stad. VIII (Querschnitt). Linke „Anlage“ des Sinus posterior: Zentrum der folgenden Mesoderm aufspaltung.

1/2mm

mit ihm steht. Durch Gewebekontraktionen und den gegenseitigen Druck der plastischen Dottermasse können seichte Lakunen scheinbar verschwinden.

Stad. IX. Als Erweiterung der kleinen seitlichen Mesodermspalten über der Mitteldarmanlage lockert sich im Stad. IX das Mesoderm über und hinter deren seitlichen Teilen auf (Abb. 4). Die neu entstehenden Lakunen sind reichlich mit Mesodermzellen durchsetzt, die, durch lange Plasmaausläufer mit dem umliegenden Gewebe verbunden, ein lockeres retikuläres Füllgewebe bilden (Abb. 5 c). Die hinteren Teile (über und hinter der Mitteldarmanlage) dieser paarigen Lakunen sind allseitig von Mesoderm umgeben, das auf der Oberfläche des Dottersyncytiums zwar stellenweise zu dünnstem Epithel ausflacht, immer aber eine weitgehend geschlossene Mesodermbedeckung des Dotterorgans bildet. Dies ist insofern erwähnenswert, als es die prinzipielle Übereinstimmung mit dem entsprechenden Prozess bei Decapoden zeigt, bei denen der Sinus posterior durch eine sehr ausgeprägte Mesoderm auflockerung entsteht (NAEF, 1909). Auf der Dorsalseite ziehen sich die lateral schon recht tiefen Lakunen als immer flachere Spalträume gegen den medianen Ausläufer des Mantelwulstes hin. Ventral nähern sie sich einander hinter der Mitteldarmanlage, bleiben aber durch teilweise lockeres Mesoderm voneinander getrennt.

In dem massiven Mesodermgürtel, der die Mitteldarmanlage überlagert, öffnet sich zwischen Kiemenbasis und Enddarmregion je eine direkte Verbindung zwischen dem Gürtelsinus und den ventralen Teilen des Sinus posterior, der im übrigen noch weiter caudalwärts vorrückt (Abb. 5 c). Diese neuen Längsverbindungen, kurze, vorerst äusserst enge Kanäle, sind die Anlagen der Venenschenkel. Ihr Lumen ist zu Beginn noch unscharf durch das umgebende Mesoderm begrenzt, das durch auffällige Mitoseaktivität aber bereits die Erweiterung und epitheliale Auskleidung einleitet.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen ferner die Kopforgane, deren kräftige Entwicklung mit einer umfangreichen Lakunenbildung verbunden ist. Die Anlagen der Augenganglien haben sich aus dem Ectodermverband weitgehend gelöst. Sie ziehen als massive Leisten vom Stomodaeum unter dem vorderen Teil der nun geschlossenen Augenblasen durch zu den ventrolateralen Teilen der auffälligen Ectodermverdickungen (Abb. 5 a). Ventralseits des Auges sind sie vollständig von Blut umspült, auf der Dorsalseite stösst ein oberer Sinusausläufer caudalwärts über die Ganglienleiste vor. Damit ist die Ausbildung der Augensinus in vollem Gange. Sie bilden zusammen mit dem Stomodaealsinus und dem Gürtelsinus, der noch näherer Erläuterung bedarf, einen den Dotter rings umschliessenden Sinus cephalicus, der dorsal durch flache Lakunenspalten, ventral durch die frühen Venenschenkel mit dem zweiteiligen Sinus posterior in Verbindung steht.

Der Gürtelsinus bildet zwischen den eingesenkten Statocystenanlagen eine breite, transversale Rinne, die an lebenden Embryonen ebenso sehr wie auf

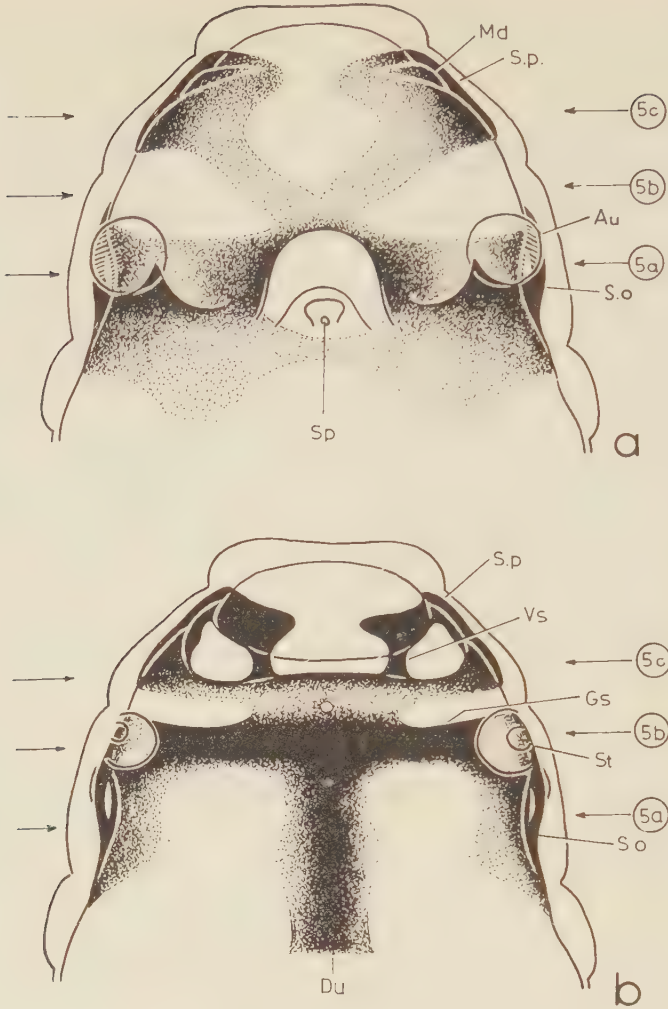
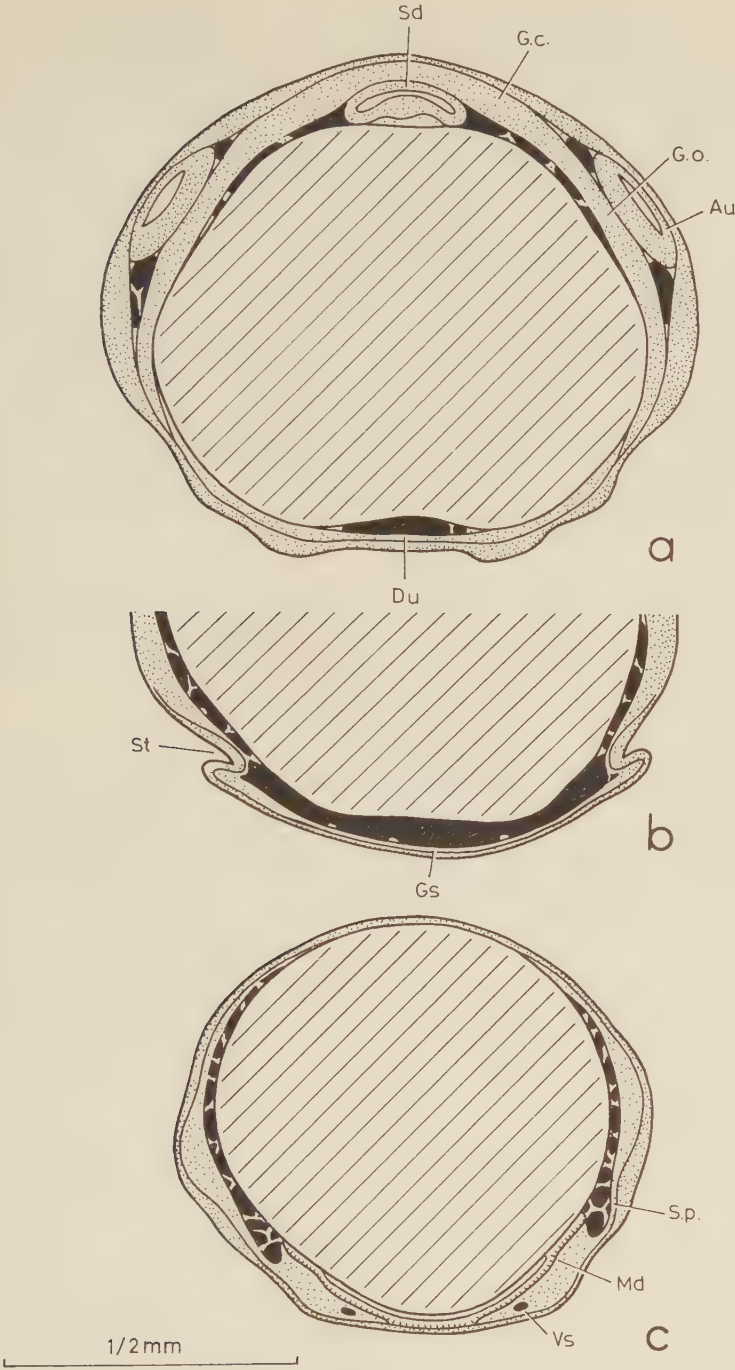


ABB. 4.
 Stad. IX. a) dorsal; b) ventral.

ABB. 5.

Stad. IX (Querschnitte).

- a) Augensinus, Stomodaealsinus und unteres Dottergefäß.
- b) Gürtelsinus mit einigen an seiner ventralen Aussenwand verbliebenen Mesodermkernen.
- c) Sinus posterior mit zahlreichen Mesodermzellen, auf der Höhe der Mitteldarmanlage; frühe Venenschenkel.



Längsschnitten als Depression der Dotteroberfläche auffällt (Abb. 5 b). Die zähflüssige, von ihrem syncytialen Hüll epithel zusammengehaltene Dottermasse ist in hohem Masse plastisch verformbar. Waren die Mesodermelemente, die mit ihren Zellausläufern Dottersyncytium und Embryogewebe miteinander verbinden, schon im Stad. VIII im Gürtelsinus äusserst spärlich vorhanden, so fehlen diese Ausläufer jetzt in seiner gesamten Querausdehnung zwischen den Statocysten in einer Breite von mehr als 50 μ . Lediglich einige Zellkerne sind der Aussenwand anliegend noch festzustellen. Die eigenartige Erscheinung der Dottereinsenkung lässt sich allein durch dieses Fehlen von Aufhängeelementen erklären. In allen übrigen Sinusteilen sind sie in diesen frühen Stadien noch zahlreich vorhanden; entsprechend geringe Einsenkungen zwischen ihren Ansatzstellen am Dottersyncytium lassen aber die gleiche Druckwirkung der Blutflüssigkeit erkennen. Auffällig ist schliesslich, dass die äussere Begrenzung des Gürtelsinus durch ein zwar dünnes, aber geschlossenes Plattenepithel mit flachen, dicht liegenden Kernen gebildet wird, während die übrigen Sinusteile allenfalls lockere, membranöse (kernarme) Wandungen besitzen.

Diskussion. Die Ausbildung von Lakunen, die in mehr oder weniger ausgeprägter Weise aus Mesodermaufspaltungen hervorgehen und somit als Schizocoel erscheinen, nötigt zu einer kurzen Auseinandersetzung mit einer Theorie, laut derer Teile des Sinus-Systems der Octopoden aus primärer Leibeshöhle herzuleiten sind.

Im Zusammenhang mit der Frage, ob das Blutgefäss-System der Cephalopoden als offen oder geschlossen zu bezeichnen sei, schreibt GRIMPE (1913, p. 530f.): „Jetzt hat man sich aber mit Milne-Edwards für die Annahme erklärt, dass derartige Blutlakunen, wie man sie auch bei Cephalopoden vorfindet, der typischen Gefässwandung entbehren und demnach mit Blut erfüllte Hohlräume des Körpers repräsentieren. So ist besonders oft die primäre Leibeshöhle oder ein Teil derselben eine solche Lakune, die in den Dienst des Kreislaufs tritt. ... Es bestehen demnach zwischen Leibeshöhle und Blutgefässsystem gewisse enge Beziehungen; ... Bei den Octopoden muss man scharf zwischen primärer Leibeshöhle, die als Schizocoel mit Blut erfüllt ist, und der sekundären Leibeshöhle, der bis auf das „Wassergefässsystem“ reduzierten Visceropericardialhöhle, unterscheiden. Bei den Decapoden tritt die erstere völlig zurück, während die Visceropericardialhöhle eine grössere Bedeutung gewinnt.“ Und bei der Besprechung des Sinus mesentericus (p. 561): „Der also die eigentliche primäre Leibeshöhle darstellende Sinus venosus mesentericus (das Schizocoel der octopoden Cephalopoden)...“.

Als Schizocoel (Pseudocoel, primäre Leibeshöhle) bezeichnen wir Höhlen und Spalträume, die in Mesenchym zwischen Ecto- und Entoderm auftreten und aus Blastocoel abgeleitet werden können. Unter der Voraussetzung, dass das Dotterepithel als (transitorisches) Entoderm zu betrachten ist, müssen wohl alle um den Dotter auftretenden Spalträume, die nicht dem Coelomkomplex (s. MARTHY, 1968) angehören, als Schizocoel bezeichnet werden. Aus den bisher geschilderten Vorgängen ergibt sich somit, dass einerseits der gesamte Kopfsinus und seine Verbindungen zum Pallio-visceral-komplex, andererseits aber auch die im mesenchymalen Mesoderm liegenden Spalträume von Sinus posterior und Venenschenkeln Schizocoel darstellen. Wie schon NAEF (1909) hervorhebt, entstehen die Wandungen, die einen Teil dieser Spalträume

später zu Gefässen definieren wird, durch epitheliale Anordnung des umliegenden Mesoderms, können also nicht als echte Epithelien bezeichnet werden.

In die Adultorganisation gehen über: der Kopfsinus — der (reduzierte) Sinus posterior — dessen rostrale Fortsetzung, die sich mit der weiteren Mitteldarmentwicklung zum vorderen Teil des Sinus mesentericus ausdifferenzieren wird — die (veränderten) Venenschenkel. Die primäre Leibeshöhle kann beim Adulten folglich nicht durch den Sinus mesentericus allein repräsentiert werden. Er ist lediglich eine den Decapoden fehlende Sonderbildung der Octopoden, deren Zustandekommen wohl nur im Zusammenhang mit der octopodentypischen Ausgestaltung des primär paarigen Hepatopancreas und der Ingluvies erklärt werden kann. Ein in gleicher Weise wie bei Octopoden entstandener Sinus cephalicus kommt aber auch den Decapoden zu. Das Gleiche gilt für den Hauptteil des Sinus posterior und die Hohlvene.

Ohne hier näher auf die zahlreichen Fragen, die sich in diesem Zusammenhang aus der Sonderentwicklung (Discoblastula) der Cephalopoden ergeben, einzugehen, können wir nach dem Vorstehenden doch feststellen:

Hinsichtlich Vorhandensein oder Fehlen von Abkömmlingen einer primären Leibeshöhle unterscheiden sich Decapoden und Octopoden nicht grundsätzlich voneinander. Auf keinen Fall kann der nur den Octopoden zukommende Sinus mesentericus allein als primäre Leibeshöhle bezeichnet werden.

Dass die sekundäre Leibeshöhle (das Pericardocoelom) der Octopoden zudem erst spät in der Ontogenese zum sog. „Wassergefäßssystem“ reduziert wird, ist aus den Untersuchungen MARTHYS (1968) zu ersehen.

ERSTE KREISLAUFPERIODE:

DIE STADIEN DER REINEN DOTTERSACKZIRKULATION (STAD. IX-XII)

Die Bedeutung des Dottersackkreislaufs für die Organogenese des Embryos ist von PORTMANN (1926) in umfassender Weise dargelegt worden. Seine Beschreibung dieses frühen Kreislaufmechanismus, den er bei *Loligo vulgaris* untersucht hat, trifft im Wesentlichen auch auf *Octopus* zu.

Gegen Ende des Stadiums IX setzen die ersten, noch schwachen Pulsationen des äusseren Dottersackes ein. Periodisch erfolgende Kontraktionswellen laufen von der Mundseite über den ganzen Dottersack und enden ventral am Eingang des sog. unteren Dottergefässes, der zwischen den Ventralarmen ins Innere des Embryos führenden Sinusverbindung. Im Gegensatz zu *Loligo* kommt es bei *Octopus* nicht zur Ausbildung eines eigentlichen oberen Dottergefässes, vielmehr geht der Stomodaealsinus in beträchtlicher Breite in den äusseren Dottersinus über.

Im Stad. XII der *Octopus*-Entwicklung, auf dem Höhepunkt dieser ersten Kreislaufperiode, überlaufen bei einer Temperatur von 22° C 5 bis 7 Kontraktionswellen in der Minute den Dottersack; jede Welle benötigt dazu 4 bis 5 Sekunden; bis zum Einsetzen der nächsten Pulsation verstreichen wiederum 4 bis 5 Sekunden (vgl. PORTMANN, 1926). Die Strömung, die durch diese Pulsationen erzeugt wird,

führt dem Embryo Blut zu, das im äusseren Dottersacksinus wohl besonders intensiv mit gelösten Nährstoffen durch die grosse Oberfläche des Dotterepithels und mit Sauerstoff durch die dünne äussere Hülle angereichert wird.

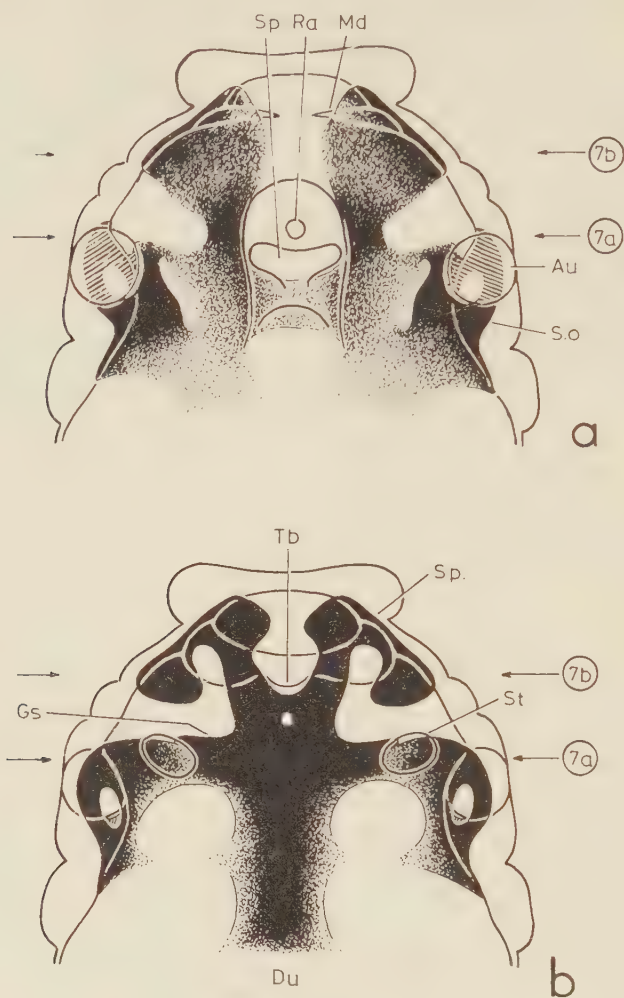


ABB. 6.

Stad. X. a) dorsal; b) ventral.

Der äussere Dottersack der *Octopus*-Embryonen wird durch das enge Chorion in seine längliche Form gepresst. Die spezifischen Druckverhältnisse, die daraus resultieren, dürften für eine Besonderheit des Dottersackpulses bei *Octopus* verantwortlich sein: Vor allem in der Seitenansicht äussert sich die Kontraktion des Dottersackes (bzw. der kontraktile Elemente, die den Dottersinus durch-

ziehen) vorwiegend in einer Schwingungsbewegung der Dottermasse, indem scheinbar eine Dilatationswelle des Dotters die (dem Chorion fest anliegende)

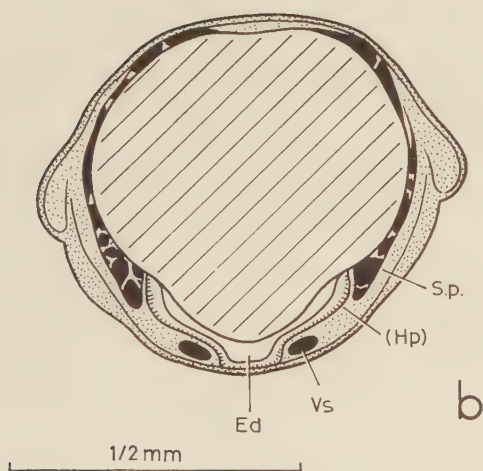
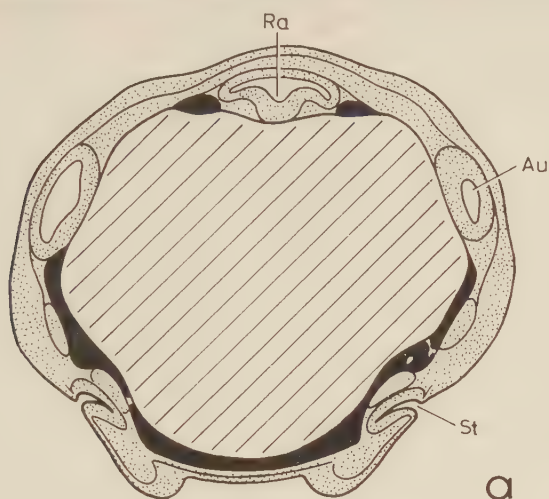


ABB. 7.

Stad. X (Querschnitte).

a) Stomodaeal- und Gürtelsinus; b) Sinus posterior und Venenschenkel.

Ectodermhülle von innen bestreicht. Unmittelbar sichtbar wird die Dottersackkontraktion nur in den freien (dem Chorion nicht anliegenden) Partien, besonders ausgeprägt in den proximalen, stark ausgebildeten Kontraktionszonen. Bei

freipräparierten *Octopus*-Embryonen kugelt sich der Dottersack sofort ab, und seine Pulsationen äussern sich in der für *Loligo* bekannten Art.

Die Organogenese zeichnet sich in der ersten Kreislaufperiode augenfällig in der Reduktion der innerembryonalen Dottermasse ab. Auf die radiäre Konzentration des Embryonalgewebes, die Abschnürung des Dotterendes durch die Mitteldarmanlage und die gleichzeitige Einengung des Dotters durch den Ganglienring ist schon an anderer Stelle hingewiesen worden (vgl. BOLETZKY, 1967). Diese beiden Organkomplexe vor allem spielen die Rolle von „Schrittmachern“ für das Sinussystem, das in der Folge der Darm- und Ganglienentwicklung eine massive Vertiefung vom Stad. X an erfährt, ohne dass aber die räumliche Zunahme mit einer weiteren Ausdehnung verbunden wäre.

Stad. X. Die weiterhin getrennten Teile des Sinus posterior gewinnen vor allem seitlich und hinter der Mitteldarmanlage, deren Schenkel sich dorsal zusammenschliessen, an Tiefe. Die kurzen Venenschenkel haben ihr Lumen erweitert und lassen jetzt eine dünne epitheliale Auskleidung erkennen. Sie sind etwas näher zusammengedrückt durch die ventrale Abhebung der Enddarmanlage, die rostral als leichte Ausbuchtung die Anlage des Tintenbeutels zeigt (Abb. 6). Vor dieser Ausbuchtung verbindet ein Mesoderm-„Pfeiler“, der schon im Stad. IX hinter dem Gürtelsinus zu finden ist, die dünne ventrale Mesodermsschicht mit dem Dotterepithel. Er ist insofern von Bedeutung, als er die spätere Gabelungsstelle der Hohlvene bezeichnet, die erst im Laufe der nachträglichen Umlagerung des Enddarmkomplexes (Stad. XV-XVI) aufgehoben wird.

Durch die weitere Einstülpung des Stomodaeums hat sich der Stomodaealsinus in zwei kurze Kanäle ausgeweitet, die das Blut aus den flachen dorsalen Teilen des Sinus posterior aufnehmen (Abb. 7 a). Die schon im Stad. IX vorhandene, unter dem Stomodaeum durchziehende Querverbindung des Stomodaealsinus hat sich durch die caudale Verlagerung der Speicheldrüsenanlagen verbreitert (Abb. 6 a).

Durch die einsetzende Massierung der Kopfganglien öffnet sich zunächst die im Stad. IX angebahnte Sinus(längs)verbindung über den Augenganglien, auf der Dorsalseite der Augenblasen. Die relativ schwach ausgebildeten Pedalganglien lösen sich erst jetzt vom Ectoderm und leiten damit die Ausbildung der später wichtigen ventromedialen Längskanäle der Augensinus ein. Je eine zwischen Dotteroberfläche und Statocysten verlaufende Querverbindung lässt einen Teil des einströmenden Blutes aus dem Gürtelsinus, dessen seitliche Ausdehnung durch die Statocysten zusehends reduziert wird, direkt in die Augensinus einströmen. Zusammen mit dem Anteil, der die Venenschenkel und den Sinus posterior passiert hat, gelangt das Blut der Augensinus auf der Dorsalseite wieder auf den äusseren Dottersack.

Stad. XI. Die im Stad. X einsetzende Differenzierung des Sinus- und Hohlvenensystems intensiviert sich mit der zunehmenden Einengung des Dotters durch

Mitteldarm und Ganglien (Abb. 8). Abgesehen von der räumlichen Vergrößerung der Lakunen nähern sich einerseits die beiden Hälften des Sinus posterior einander stark an, andererseits grenzen sich die Augensinus schärfer von den übrigen Teilen des Kopfsinus ab. So haben sich etwa die oben erwähnten ventromedialen Längskanäle aus flachen Lakunenspalten zu scharf begrenzten Gängen von rundlichem Querschnitt herausgebildet (Abb. 9 a). Der äussere Ring des Augensinus schliesst sich hinter dem Bulbus. Eine neue Sinusverbindung öffnet sich ferner ventral vor dem Pedalganglion, die das untere Dottergefäss mit den vordersten Teilen jedes Augensinus verbindet (Sinus brachialis).

Die Spitze der weiter ausgebuchteten Tintenbeutelanlage hat den früher erwähnten Mesoderm Pfeiler erreicht. Der kurze unpaare Venenabschnitt, der vor dieser neuen Gabelungsstelle liegt, ist durch die Visceralganglien begrenzt, ist also noch dem Kopfteil zuzurechnen. Eine unpaare Körpervene besitzt der immer noch sehr kurze Palliovisceralkomplex nicht. Sie wird erst in späteren Stadien im Zusammenhang mit der Umlagerung des Enddarms ausgebildet (s. auch Taf. I, 1.).

Stad. XII. Im Gegensatz zum Stad. XI, in dessen Verlauf das frühe Kreislaufsystem sich vor allem in seinen Proportionen verändert und nur wenige Neubildungen auftreten, ist das Stad. XII durch die Anlage wichtiger Teile des definitiven Blutgefäss-Systems gekennzeichnet (Abb. 10). Vorerst seien aber kurz die Veränderungen der schon bestehenden Teile besprochen.

Mit dem caudal nahezu vollständigen Verschluss des Mitteldarmes treffen die beiden Hälften des Sinus posterior unter dem Rest des Dottersackendes, das in Form eines Zapfens aus dem Magenteil ins Mesoderm ragt, zusammen. Durch die noch im Stad. XII beginnende Auflösung der dünnen Trennwand entsteht der für die folgenden Stadien charakteristische einheitliche Sinus posterior, der sich im Zuge der einsetzenden Verlängerung des Eingeweidessackes weiter vom Dotter abhebt (schon vor der völligen Verschmelzung reichen seine beiden Kammern etwas weiter caudalwärts als der Dotterzapfen). Auf der Ventralseite folgt er den Leberschläuchen, die sich immer näher zu einander lagern, und buchtet sich jederseits vor deren Enden medialwärts aus. Auf der Dorsalseite setzt er sich wie bisher auf beiden Seiten der Ingluvies-Anlage als Rückensinus in den Stomodaealsinus fort. Eine Grenze zwischen Rücken- und Kopfsinus lässt sich nicht festlegen; die hinteren Speicheldrüsen, die später im Sinus mesentericus liegen werden, reichen jetzt noch nicht über das Stomodaeum hinaus. Die hinteren Querverbindungen der Augensinus zu den medialen Teilen des Sinus cephalicus werden infolge der weiteren Ganglienmassierung wieder eingeengt, so dorsal durch die Cerebralganglien, ventral durch die Pedalganglien. Dagegen erweitern sich die seitlichen Verbindungen vor der ventral geschlossenen Spange des Pedalganglions und bilden einen Sinusring an der Basis der Armanlagen (Sinus brachialis). Es handelt sich hier aber nicht etwa um die Anlage des defini-

tiven Armvenenringes, der an der Aussenseite der Armbasen verläuft; er wird erst im Stad. XV ausgebildet.

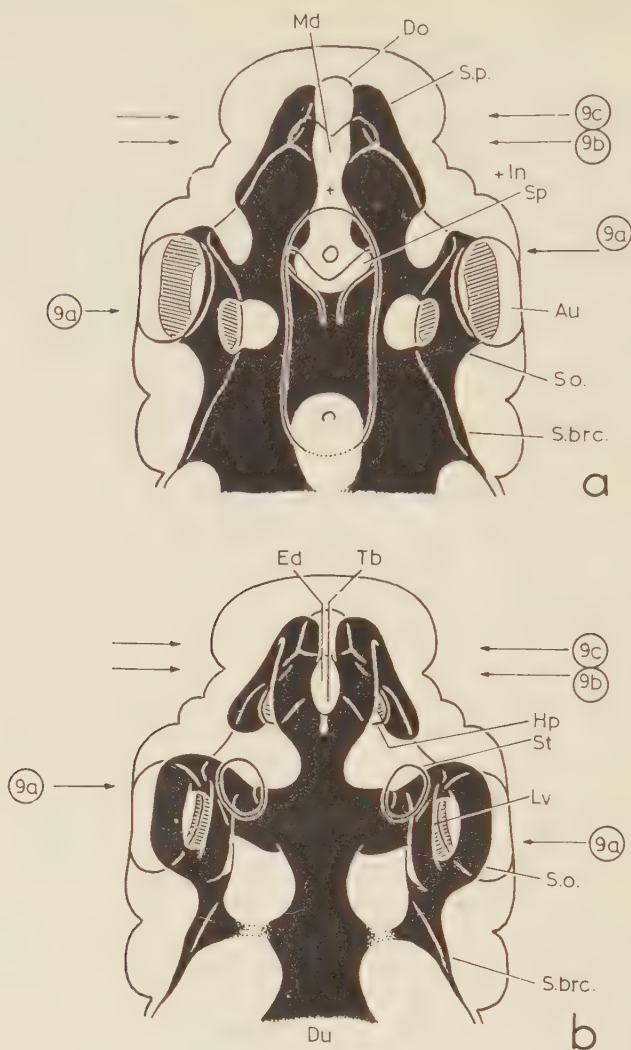


ABB. 8.

Stad. XI. a) dorsal; b) ventral.

Die Umlagerung und Neuverbindung der ventralen Teile der Augensinus mit der Kopfvene, die uns später noch beschäftigen wird, beginnt sich mit der medialen Konzentration und Kommissurbildung der paarigen Ganglienanlagen abzuzeichnen. Die Kommissur der Pedalganglien bildet sich der ventralen Kopfdecke anliegend und drängt das untere Dottergefäß gegen den Dotterhals. Gleich-

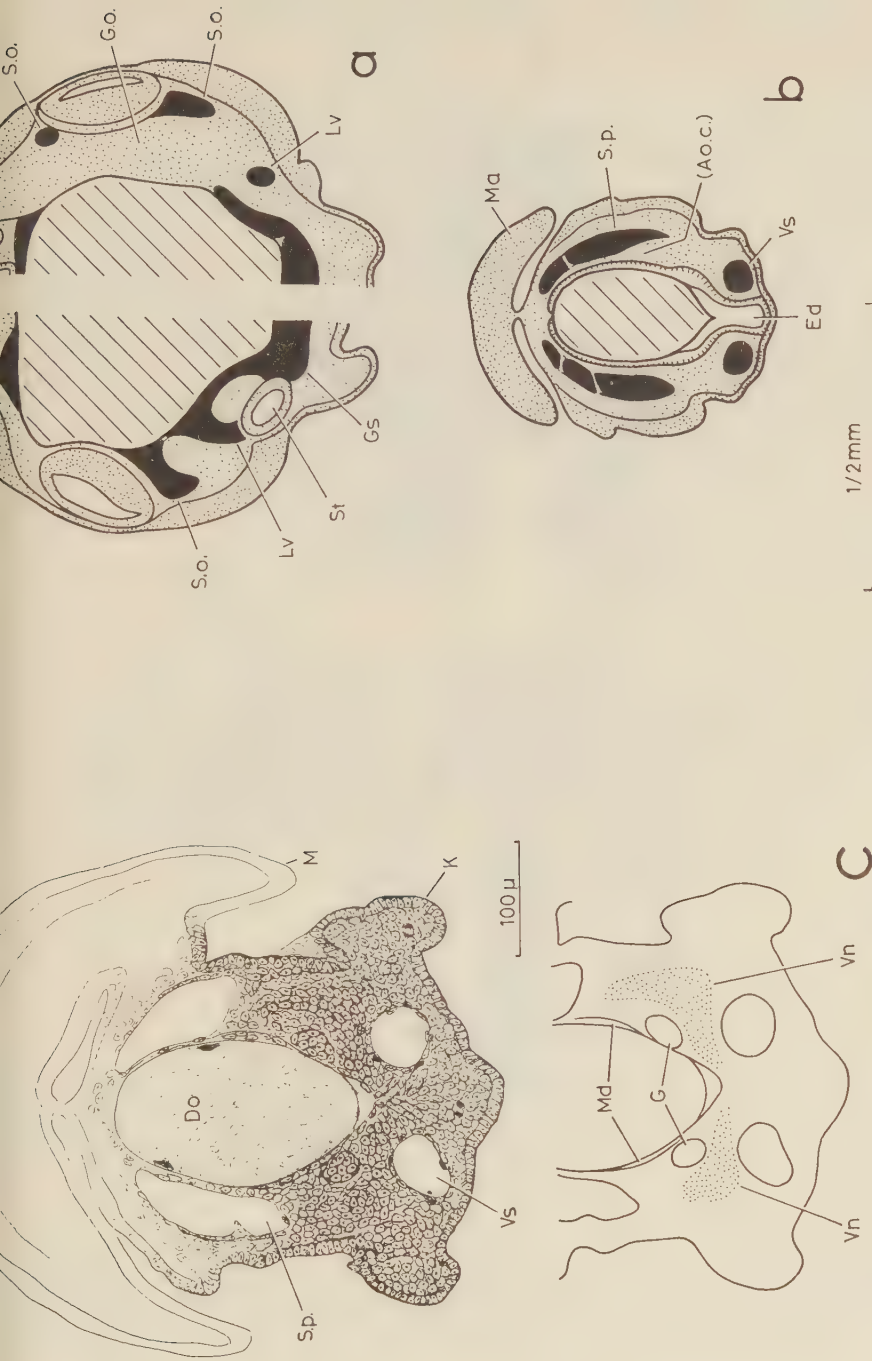


Abb. 9.

Stad. XI (Querschnitte).
 a) Augenregion (der linke Teil zeigt infolge schräger Schnittführung den oberen Teil des Augensinus nicht).
 b) Mittel- und Enddarmregion.
 c) Am Hinterrand der Mitteldarmanlage; jenseits die massiven, getrennten Anlagen des Ventrikels, rechts Ansatz der Aorta cephalica.

zeitig werden die ventromedialen Längskanäle der Augensinus medialwärts gezogen. Hinter der Ausweitung zwischen den Statocysten (dem Rest des Gürtel-

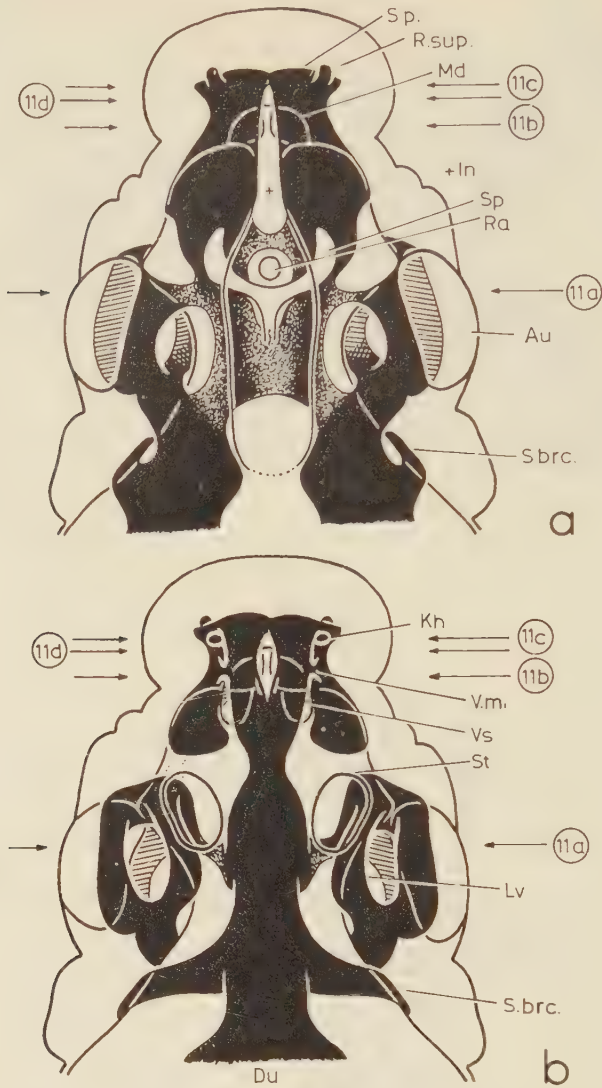


ABB. 10.

Stad. XII. a) dorsal; b) ventral.

sinus) (Abb. 11 a) verengt sich die Kopfvene wiederum, in diesem Fall aber unter der Kommissur der Visceralganglien, die sich dem Dotter anliegend ausformt.

Als wichtige Neubildungen treten die Anlagen der Kiemenherzen, der Mesenterialvenen und der Mantelvenen auf; auf das Erscheinen der Herzanlagen kommen wir im folgenden Kapitel zurück.

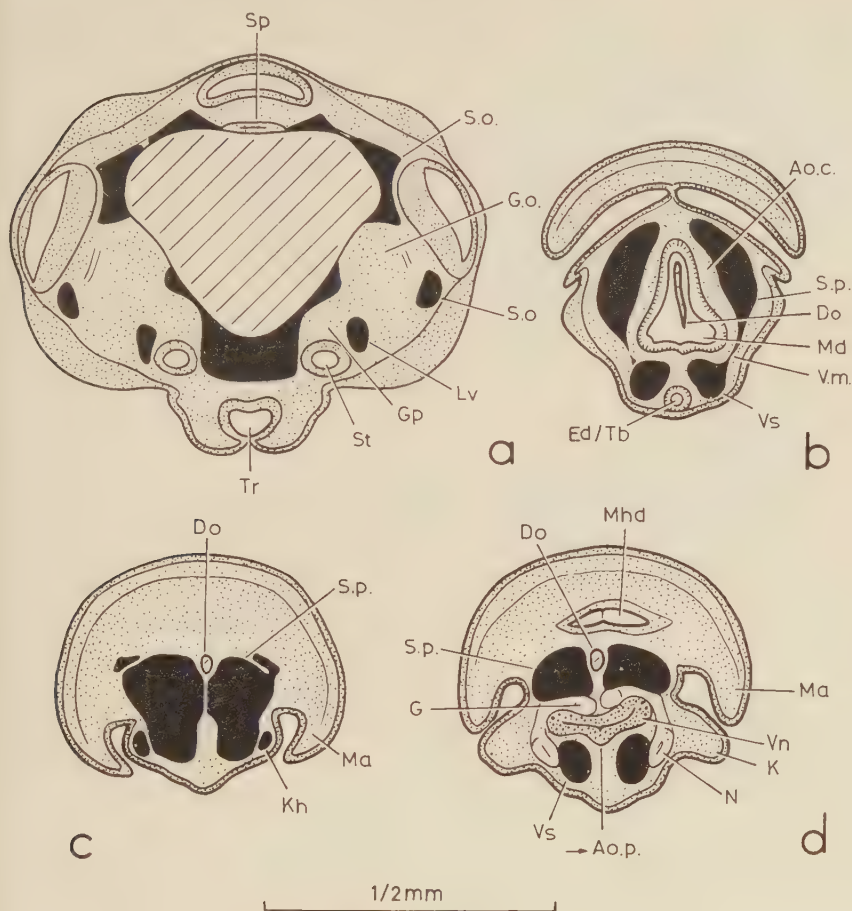


ABB. 11.

Stad. XII (Querschnitte).

- a) Kopfabschnitt, Verbindung von Gürtelsinus zu Augensinus.
 b) Mitteldarmregion, Durchbruch der Venae mesentericae.
 c) Anlage der Kiemenherzen und der Mantelvenen; Sinus posterior noch mit Mittelseptum.
 d) Die zum Herzschlauch vereinigten Ventrikelanlagen (Lumen erst als feine Spalte angedeutet) mit den Ansätzen der vorderen und der hinteren Aorta.

Die Kiemenherzanlagen zeigen sich hinter den Nierenanlagen als kleine Spalträume im Mesoderm der Kiemenbasis (Abb. 11 c). Sie liegen den Venenschenkeln unmittelbar unter der Einmündung in den Sinus posterior seitlich an. Die Gefäßwand bricht an der Stelle der Anlagen schon kurz nach deren Er-

scheinen durch. In seinen hintersten latero-dorsalen Teilen dringt der Sinus posterior einerseits lateralwärts in das Mesoderm der Mantelanlage vor, andererseits dorsocaudalwärts in Form zweier kurzer Kanäle, die vorerst über dem quer liegenden Schlauch der Schalendrüse enden. Diese beiden doppelseitigen Ausbuchtungen stellen — zusammen mit den Sinusteilen, aus denen sie hervorgehen — die Anlagen der Mantelvenen dar, deren proximale Teile sich allerdings erst später ausbilden werden.

Die Venae mesentericae schliesslich, die doppelte definitive Verbindung zwischen dem späteren Sinus mesentericus und den Venenschenkeln, bilden sich als Mesodermaufspaltungen an der Basis der Leberschläuche, indem sich jederseits eine dorsale Ausbuchtung des Venenschenkels mit einer ventralen Ausbuchtung des Sinus posterior verbindet (Abb. 11 b).

Die Anlagen treten völlig symmetrisch auf; die spätere Asymmetrie ergibt sich erst im Laufe der Ausdifferenzierung des Sinus mesentericus.

DIE AUSBILDUNG DER ZENTRALEN KREISLAUFORGANE: VENTRIKEL UND KIEMENHERZEN (STAD. XII, XIII)

Ventrikel — Stad. XII. Mit dem caudalen Verschluss der Mitteldarmanlage im Stad. XII ist — wie oben beschrieben — die Vereinigung der beiden Hälften des Sinus posterior verbunden. In unmittelbarem Zusammenhang mit diesen beiden Vorgängen steht die mediale Verschmelzung der Mesodermkomplexe, die jederseits an der Kiemenbasis — in der Beuge der Venenschenkel vor deren Einmündung in den Sinus posterior — liegen (Abb. 9 c). Von der Dotteroberfläche sind diese Komplexe seit den frühesten Organogenesestadien durch die ventrolateralen Teile der Mitteldarmanlage getrennt. Ihr medialer Zusammenschluss erfolgt dieser Lage gemäss hinter dem Coecalteil (Abb. 11 b, d). Der somit einheitliche, querliegende Wulst setzt sich dorsalwärts in das über Magen und Inguvies liegende Mesoderm fort; von diesen am Magen aufsteigenden Verbindungen ist die rechte deutlich massiver (Abb. 9 b, c, 11 b). Das dem Enddarm (zwischen den hintersten Teilen der Venenschenkel) anliegende Gewebe schliesslich stellt einen ventralen Ausläufer der verschmolzenen Mesodermkomplexe dar (Abb. 11 d, 12 a).

In der Gesamtheit der genannten Teile (dem Mitteldarm anliegender Transversalwulst — rechter aufsteigender Wulst — hinterer ventraler Ausläufer) liegt uns die Anlage von Ventrikel, Aorta cephalica und Aorta posterior vor. Die dorsale und laterale Begrenzung der (durch die Verbindung mit dem Mitteldarm) leicht gekrümmten Herzanlage (Abb. 12) bilden die Gonaden- und Perikardteile der Coelomanlagen (Abb. 11 d; s. MARTHY, 1968).

Die Kenntnis des oben geschilderten Prozesses, der zur Vereinigung der paarigen Herzanlagen führt, ist deshalb besonders wichtig, da eine deutliche Strukturierung (Zellschichtung) praktisch erst mit ihrer und die Lumenbildung sogar erst nach ihrer medialen Vereinigung sichtbar wird. Bei flüchtiger Be-

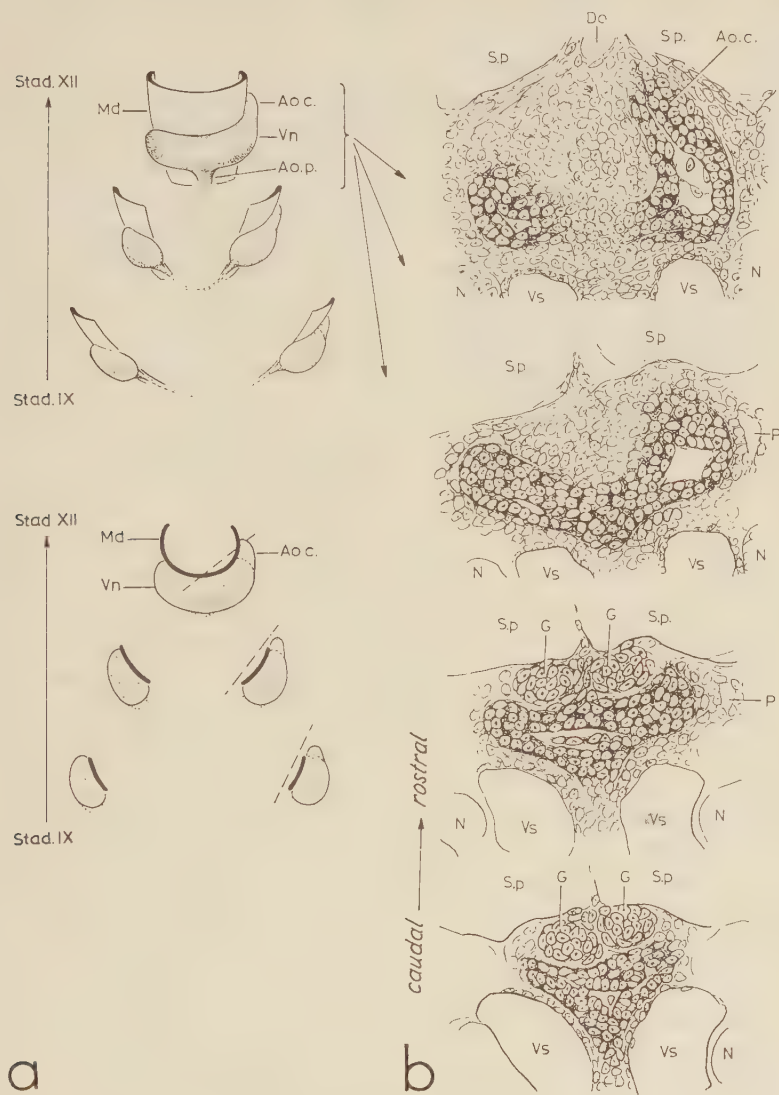


ABB. 12.

- a) Schema zur Verdeutlichung der Vorgänge, die zur Vereinigung der paarigen Herzanlagen führen. Oben caudale, unten dorsale Ansicht.
 b) Stad. XII (wenig später als in Abb. 11). 4 aufeinander folgende Querschnitte durch den frühen Ventrikel.

trachtung und ohne Berücksichtigung der unmittelbar vorangegangenen Stadien, die Aufschluss über die Herkunft des Anlagematerials geben, könnte bei *Octopus* leicht auf eine Unpaarigkeit der Herzanlage geschlossen werden.

Möglicherweise verbindet das Anlagematerial der Aorta posterior in Form nicht weiter unterscheidbarer Mesodermzellen die paarigen Ventrikelanlagen (ähnlich der frühen Enddarmanlage) und wird bei deren Vereinigung ventral ausgefaltet.

Die Lumenbildung wird durch das Auftreten einer äusserst feinen Spalte vorbereitet, die sich durch den ganzen Wulst der Ventrikelanlage und aufsteigend in die Anlage der Aorta cephalica zieht (Abb. 11 d). Die Ausweitung dieser Spalte zum Hohlraum beginnt immer im rechten Ventrikelteil. Das entstehende Lumen nimmt schnell an Umfang zu und weitet sich aufwärts in die Wurzel der Aorta cephalica aus. Wenig später setzt die Lumenbildung auch in der linken Hälfte ein und führt zur Ausbildung einer durchgehenden Herzkammer mit einer medialen Ausbuchtung in die Anlage der Aorta posterior (deren Wurzel zeigt zuweilen schon wenig zuvor einen kleinen Hohlraum) (Abb. 12 b).

Für die Anlage einer linken Aorta cephalica ist keinerlei Anzeichen zu finden — weder in der Mesodermanordnung noch in der Lumenbildung.

Stad. XIII. Die im Stad. XII in typischer Anordnung ausgebildete, aber noch weitgehend rudimentäre, isolierte Herzanlage formt sich im Laufe des Stadiums XIII zum funktionstüchtigen Organ aus. Das durchgehende Ventrikel-lumen vergrössert sich und stösst weiter in die Aorta cephalica und die Aorta posterior vor. Sein rechter Teil ist weiterhin geräumiger als der linke. Die Ausdifferenzierung der muskulösen Herzwand zeigt sich im Auftreten sehr langgestreckter, in Plasmafortsätze auslaufender Zellkerne in der innersten Zellschicht. Gleichzeitig beginnt die teilweise Loslösung des Herzschlauches aus dem Mesodermverband, indem sich die noch getrennten Pericardhöhlen von seitlich-hinten her um den Ventrikel ausbreiten (s. MARTHY, 1968) (Abb. 13, 15 b).

Das Lumen der Aorta cephalica dringt entlang der Ingluviesanlage weit rostralwärts vor, während die Aorta posterior vorerst nur als kurzer Gefässstamm in das ventrale Mantelseptum reicht (Abb. 14 b).

Die seitlichen Partien des Ventrikels laufen in schwach angedeutete Zipfel aus, die den Durchbruch zu den Kiemenvenen und — damit verbunden — die Klappenbildung vorbereiten.

Die ersten schwachen Kontraktionen des Herzschlauches setzen in der zweiten Hälfte des Stad. XIII ein, lange nach dem Beginn der Kiemenherzkontraktionen (s. unten).

Kiemenherzen — *Stad. XII.* Das Auftreten des Kiemenherzlumens ist bereits erwähnt worden. Die Anlagen vergrössern sich schnell und wölben sich als

relativ dünnwandige Blasen in die Mantelhöhle vor (Abb. 11c). Schon gegen Ende des Stad. XII sind die ersten Kontraktionen zu beobachten, bei denen ein- und ausgeschwemmte Partikel auf den Durchbruch der Venenmembran hinweisen. Von einer Kreislauffunktion kann in diesem frühen Zustand aber noch nicht die Rede sein, stellen doch die Kiemenherzen erst blind endende, unregelmässig pulsierende Anhänge der Venenschenkel dar. Dennoch bezeichnet ihr Auftreten das Ende der ersten Kreislaufperiode durch die beginnende Ablösung des „Dotter-sackherzens“ durch die zentralen Kreislauforgane.

Stad. XIII. Während die anfänglich ganz vereinzelter Kontraktionen allmählich kräftiger und regelmässiger erfolgen, dringt das Kiemenherzlumen als verhältnismässig weiter, von Anfang an scharf umgrenzter Kanal an der Aussenseite der Nierenanlage in der Kiemenbasis rostralwärts vor (Sinus branchialis, Abb. 13) und wendet sich dann zwischen Nierenanlage und Vena mesenterica als Kiemenvenenanlage einwärts gegen den Ventrikel. Gegen Ende des Stad. XIII erreicht das Lumen dieser neuen Gefässe unter den vorderen Enden der Pericardhöhle den Herzschlauch, dessen Wand sich an der Vereinigungsstelle einstülpt und nach ihrem Durchbruch zu Klappen differenziert.

Stad. XIV. Mit dem Durchbruch der Herzklappen ist der sog. „kleine Kreislauf“ angelegt; das Blut aus den Hohlvenen, die etwa gleichzeitig ihre hintere Verbindung zum Sinus posterior verlieren, wird von den Kiemenherzen, deren Klappen sich im Stad. XIII—XIV ausbilden, aufgenommen und direkt durch die kurze „Kiemenvene“ zum Ventrikel gepumpt. Die Kontraktionen der Kiemenherzen und des Ventrikels erfolgen indessen immer noch mehr oder weniger unabhängig voneinander; eine völlige Koordinierung von Ventrikelsystolen und Kiemenherzdiastolen wird erst im Stad. XIV—XV erreicht (vgl. PORTMANN, 1926) — nach der Verbindung der Hauptarterien mit dem Venensystem. Die Vascularisierung der Kieme (ausgehend vom Sinus branchialis) beginnt erst, und ein eigentlicher Kiemenkreislauf kommt erst gegen Ende der Embryonalzeit zustande.

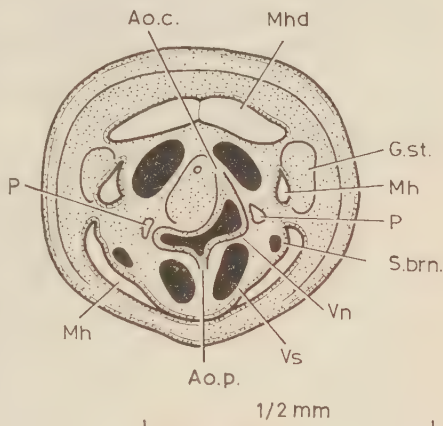


ABB. 13.

Stad. XIII (früh.)

Querschnitt auf der Höhe des Ventrikels, dessen erweitertes Lumen und die noch engen Pericardhöhlen zeigend.

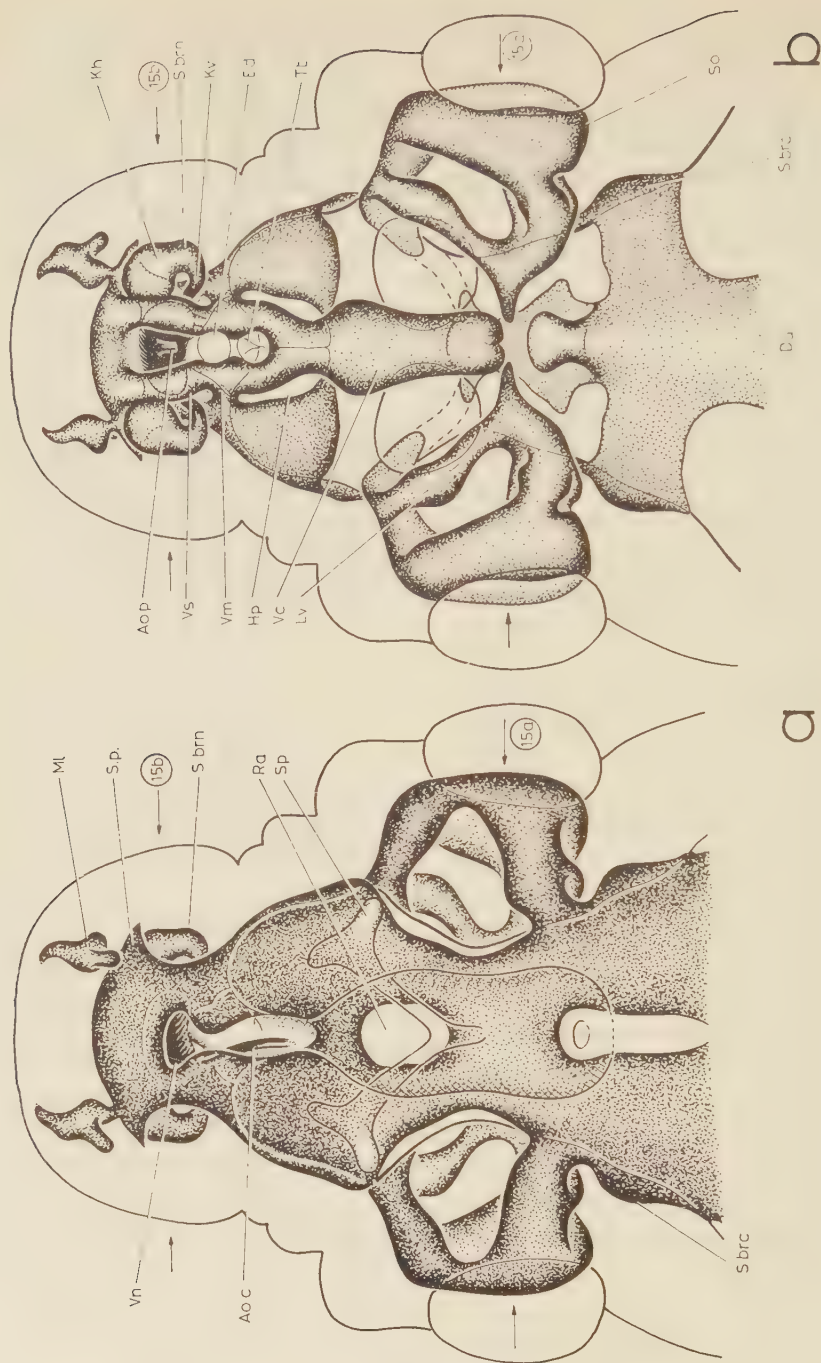


ABB. 14.

Stad. XIII. a) dorsal; b) ventral.

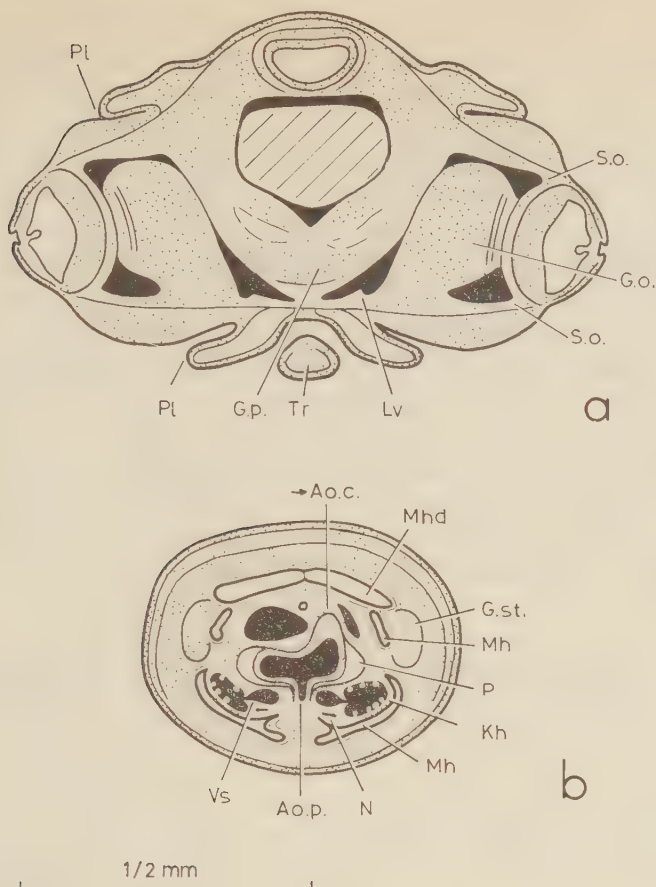


ABB. 15.

Stad. XIII (Querschnitte).

a) Augensinus mit den medialwärts gezogenen Längskanälen.

b) Ventrikel, von der stark erweiterten Perikardhöhle umgeben.

ZWEITE KREISLAUFPERIODE:

DIE STADIEN DER ABLÖSUNG DES DOTTERSACKKREISLAUFS DURCH
DIE ZENTRALEN KREISLAUFORGANE (STAD. XIII—XVI)

Stad. XIII. Die Verbindung der zentralen Kreislauforgane mit dem venösen System und die Ausbildung des peripheren Kreislaufsystems bahnt sich einerseits in der Ausdifferenzierung der Aorten an, hinsichtlich des Mantelkreislaufs aber auch in der Erweiterung jener hinteren und seitlichen Ausbuchtungen des Sinus posterior, aus denen der Hauptanteil der Mantelvenen hervorgeht. Vor allem die

caudalen Äste erweitern sich über den seitlichen Teilen der Schalendrüse zu Lakunen (im Folgenden „Mantellakunen“ genannt), die je drei Gefässanlagen den Ursprung geben: zunächst einer ventromedialwärts und einer dorsorostralwärts verlaufenden. Beide liegen unter dem Ectoderm in der Schicht, die sich zu Bindegewebe zu differenzieren beginnt (zwischen Muskelmantel und Epidermis). Ein drittes, lateralwärts ziehendes Gefäss ist durch eine entsprechende Ausbuchtung erst schwach angedeutet (Abb. 14).

Der Sinus des inneren Dottersackes (späterer Sinus mesentericus) breitet sich in der Folge der Vereinigung der Leberschläuche weiter ventromedialwärts aus und schliesst sich hinter den Visceralganglien zusammen (diese Querverbindung kann je nach dem Grad der Dotterreduktion beträchtlichen Umfang annehmen). Sein vorderster Teil bleibt seitlich nur noch durch einen dünnen Membranfortsatz der Visceralganglien von den Augensinus getrennt. Hier finden wir unter den vorderen Schenkeln der Speicheldrüsen, die sich zu tubulären Komplexen zu differenzieren beginnen, eine Ansammlung von auffällig plasmareichen Zellen. Sie erinnern an die grossen Zellen der Kiemenherzwand, finden sich jedoch schon lange bevor jene ausgebildet sind. Sie scheinen als freie Zellen in den „strömungstoten“ Winkeln unter den Speicheldrüsen angeschwemmt zu sein.

Obwohl in der vorliegenden Arbeit auf das Problem der Blutzellen und ihrer Herkunft nicht eingegangen werden soll, müssen gewisse Aussagen FAUSSEKS zu diesem Thema doch einer grundsätzlichen Kritik unterzogen werden. Über die Zellen der Kiemenherzwand schreibt FAUSSEK (1900, p. 131ff.): „Im Beginne ihrer Entwicklung liegen diese Zellen der Kiemenherzwand noch dicht an, später dagegen in Gruppen und ziemlich frei, endlich lösen sich einzelne von der Wand und liegen dann frei im Lumen. Einige verlieren dabei ihre Vakuolen und verkleinern sich, wobei die Kerne etwas unregelmässig werden“, und (p. 132): „Haben sie sich aber von der Wand abgelöst und sind in das Lumen gefallen, so schrumpfen sie, wie gesagt, zusammen, wobei die Kerne ihre reguläre Form ziemlich verlieren“. Bei der Interpretation solcher an Schnittpräparaten gemachten Beobachtungen muss in Betracht gezogen werden, dass die Kiemenherzen schon pulsieren, wenn die fraglichen Zellen in ihrer Wand sich differenzieren. Losgelöste Zellen werden also sofort weggeschwemmt, und auf Schnittpräparaten frei im Lumen vorliegende Zellen können demnach ganz anderer Herkunft sein. Umgekehrt möchte ich aber auch die Vermutung, jene unterhalb der Speicheldrüsen liegenden Zellen seien eingeschwemmt, mit allem Vorbehalt aussprechen.

Die beginnende Umleitung des unteren Dottergefässes ist bereits erwähnt worden. Mit der weiteren Ganglienkonzentration wird im Stad. XIII ein Zustand erreicht, aus dem eine völlige Neuorganisation der ventralen Sinusverbindungen hervorgeht. Bei seinem Eintritt in den Embryo teilt sich das untere Dottergefäss: ein unterer Teil dringt auf der Ventralseite des Pedalganglions ins Innere vor und endet vorerst als ausflachende Spalte; über dem Pedalganglion folgt es seinem ursprünglichen Verlauf an der Unterseite des Dotterhalses, vom Pedalganglion dorsalwärts ebenfalls zu einer flachen Spalte eingengt. Hinter dem Pedalganglion

weitet es sich wiederum ventralwärts, indem es als Schacht vor dem Visceralganglion in die eigentliche Kopfvene absteigt (vgl. auch PORTMANN, 1926, Abb. 7). Deren vorderes Ende zieht sich ventral bereits unter das Pedalganglion. In ihrem weiteren Verlauf an der Unterseite des Cephalopodiums ist die Kopfvene durch das überlagernde Visceralganglion abgeflacht. Erst unter dem Vorderende des Hepatopancreas rundet sie sich wieder ab, bevor sie sich an der Tintenbeutelanlage gabelt. In diesem kurzen Abschnitt liegt erstmals die Anlage einer primär unpaaren Körpervene vor, die sich aber — wie schon mehrfach angedeutet — nach der Umlagerung des Enddarms in einen sekundär unpaaren Abschnitt fortsetzen wird.

Von der medialen Konzentration des Pedalganglions ebenfalls direkt betroffen sind die ventromedialen Teile der Augensinus, die — im Stad. XII schon medialwärts ausgebuchtet — jetzt unter dem Ganglion bis nahe an die Mediane reichen (Abb. 15a).

Die ventral dem Dotterhals anliegenden Teile des Kopfsinus, vor allem die Querverbindungen zu den Augensinus, sind hinsichtlich ihrer Tiefe durch die Dottermenge bestimmt; zuweilen erscheint auf Schnitten der Sinus hier völlig verdrängt, oft aber sind mehr oder weniger ausgedehnte Passagen zwischen Dotter und Ganglien offen (s. auch Taf. I, 2-4).

Stad. XIV. Zunächst verbindet sich im Stad. XIII-XIV der ventrale Ausläufer des unteren Dottergefäßes mit den medialen Ausbuchtungen der Augensinus, die damit eine sehr viel bessere Durchblutung erfahren. In dieser Gefäßgabel liegt das blinde Vorderende der Kopfvene, von jener nur durch eine dünne Wandung getrennt (Abb. 16b).

Der Venenschacht zwischen Pedal- und Visceralganglion wird weiter eingengt; er wird im Laufe des Stad. XV durch die umgebende Ganglienmasse völlig verschlossen werden.

Im weiteren Verlauf der Hohlvene sind vor allem die Veränderungen an den Venenschenkeln bedeutsam. Eine erste Annäherung zwischen Tintenbeutel und Enddarm führt nicht zum Durchbruch als Querverbindung; sie wird im folgenden wieder verschwinden. Dagegen bahnt sich hinter dem untersten Abschnitt des Enddarms eine echte Kommunikation an, die den Ansatz zur definitiven Hohlvenengabelung bildet. NAEF (1910, p. 320) erwähnt sie anhand der Organisation eines *Sepia*-Embryos („Letztere ist, wie wir sehen werden, der Ausgangspunkt für die Umbildung der Venen bei Octopoden und Ögopsiden“). Jetzt liegt die Ausmündung der Venae mesentericae bei *Octopus* allerdings noch vor dieser hinteren Kommunikation, und es bedarf noch der Verlängerung des Palliovisceralkomplexes, in deren Verlauf der Enddarm eine zunehmend horizontale Lage erhält und ventral den Raum für die erweiterte Venengabel freigibt; damit kommen auch die Venae mesentericae an die definitiven Venenschenkel zu liegen.

Eine eigenartige Erscheinung zeigt sich im ventralen Mantelseptum. Gleichzeitig mit seiner Verlängerung im Stad. XIV bilden sich seitlich in ihm Hohlräume

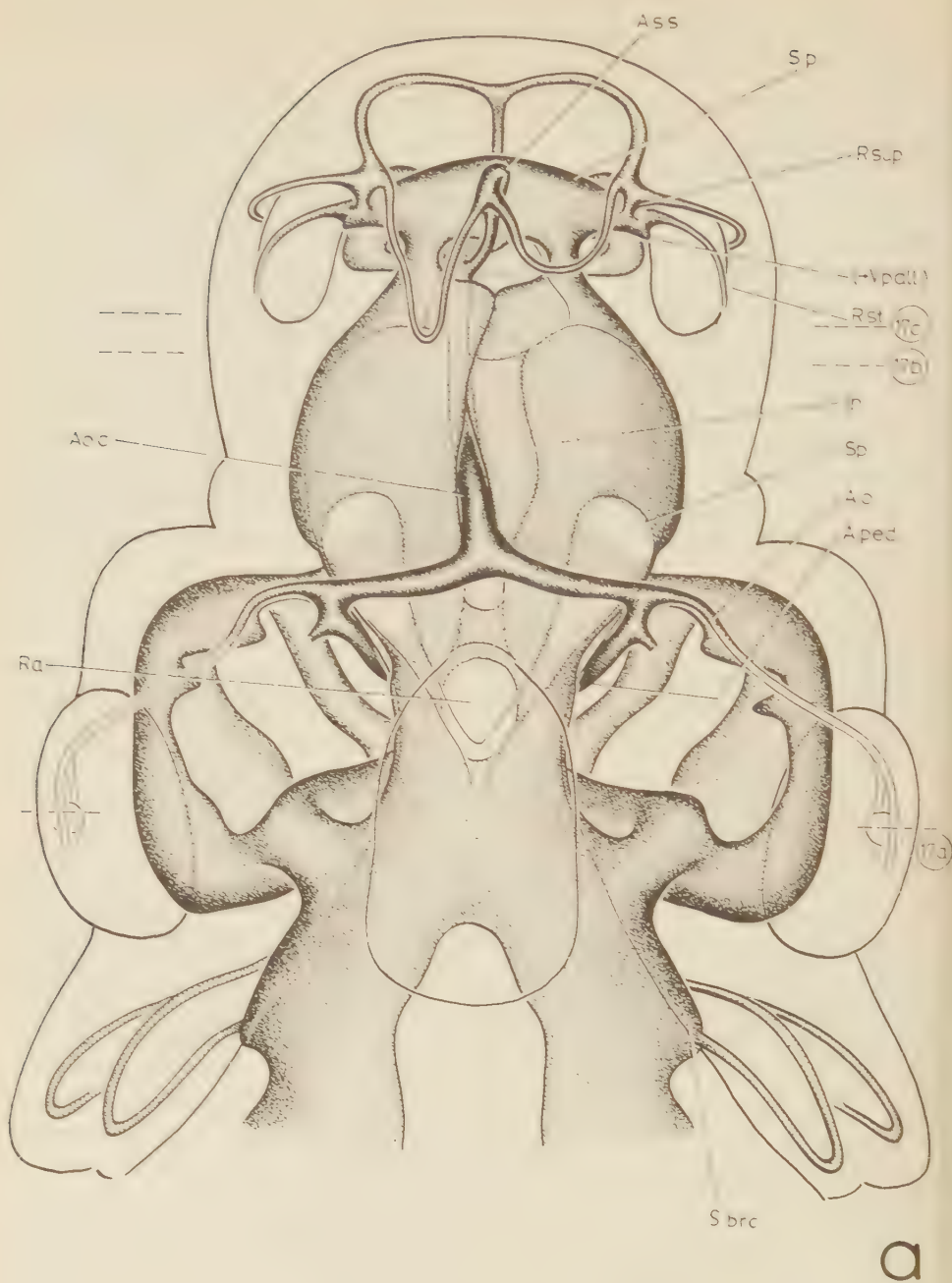


ABB. 16.
Stad. XIV. a) dorsal.

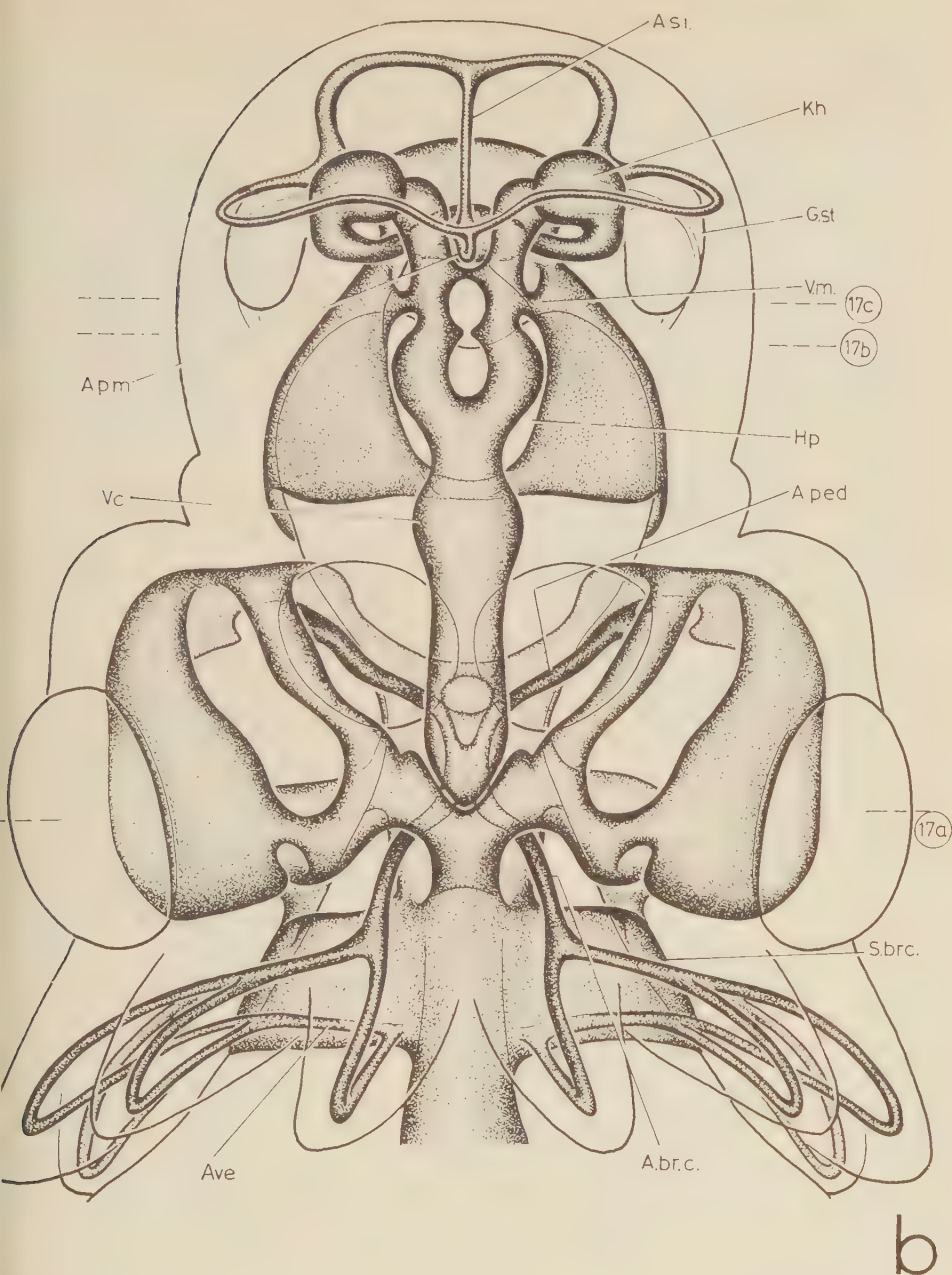


ABB. 16.
 Stad. XIV. b) ventral.

aus, die hinter dem Enddarm miteinander verschmelzen, und die sich seitlich über die Nierensäcke ausdehnen (Abb. 17b,c). Von den Venenschenkeln trennt sie einzig deren einschichtige, stellenweise äusserst dünne Wand. Auf Schnittpreparaten findet sich in dieser Höhlung ein körniges Sediment, das etwas gröber und schwächer färbbar ist als das des Blutes. Im Laufe der weiteren Streckung des Eingeweidetasches schwindet diese Erweiterung des Septums im Stad. XV-XVI.

Durch die Vergrösserung der Perikardhöhle ist im Stad. XIII-XIV die hintere Verbindung von Venenschenkeln und Sinus posterior unterbunden worden. Dessen fortschreitende Reduktion zugunsten des Perikards ist damit eingeleitet.

Auf der Dorsalseite schliessen sich die bis dahin durch einen breiten Mesodermstreifen getrennten vorderen Teile des Sinus posterior (Pars anterior des späteren Sinus mesentericus) vor dem Magen zusammen. Als Rest des trennenden Mesoderms bleibt nur ein feines Septum bestehen, das von der Aorta cephalica schräg medio-dorsalwärts zieht, die ihrerseits in den vordersten Sinusteilen selber die Trennwand bildet.

Die Vaskularisation des Mantels, der in diesem Stadium bereits kräftige Kontraktionswellen zeigt, ist so weit fortgeschritten, dass sie im Zusammenhang mit dem arteriellen System behandelt werden muss. Die Aorta posterior teilt sich unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Ventrikel in einen vorderen und einen hinteren Ast. Der hintere, die frühe Arteria siphonalis inferior, läuft in der oberen Basis des ventralen Mantelseptums caudalwärts, durchsetzt die kompakte Schicht des Muskelmantels und teilt sich in zwei laterodorsalwärts ziehende Äste, die in jene schon im Stad. XIII caudalwärts vordringenden Venenäste (aus den Mantellakunen) übergehen. Der vordere Ast steigt als noch kurze Anlage der Arteria pallialis media durch das Mantelseptum und den Muskelmantel ab und teilt sich an dessen Oberfläche ebenfalls in zwei Äste, die unter der Epidermis lateralwärts ziehend in die Venen übergehen, die seitlich in die Mantellakunen münden. Deren vordere Äste schliesslich bilden zwei ungleich lange Schlaufen unter der dorsalen Mantelepidermis, die sich auf der Höhe der Mantellakunen wieder vereinigen. Sie werden von einer Arterie gespiesen, die an der Basis der Aorta cephalica entspringt, über den Sinus posterior caudalwärts zieht, am Ende der dorsalen Mantelhöhle durch den Muskelmantel in die Bindegewebeschicht aufsteigt und sich rostralwärts wendet. Es handelt sich um die Arteria siphonalis superior, deren jetzige Wurzel (gemäss GRIMPES Nomenklatur) zu derjenigen der Arteria pallialis lateralis sinistra wird. Der Verlauf dieser frühen Mantelgefässe, deren caudaler Teil sich im Folgenden zum sog. Siphonoplexus ausdifferenzieren wird, ist in Abb. 16 leicht schematisiert dargestellt; es bilden sich bereits weitere Verzweigungen, deren Anlage im übrigen nicht mehr streng symmetrisch erfolgt. Schliesslich sind noch die seitlichen Ausbuchtungen des Sinus posterior zu erwähnen; sie setzen sich in je ein Gefäss fort, das an der Aussenseite des Stellarganglions verläuft (Ramus stellaris Venae pallialis).

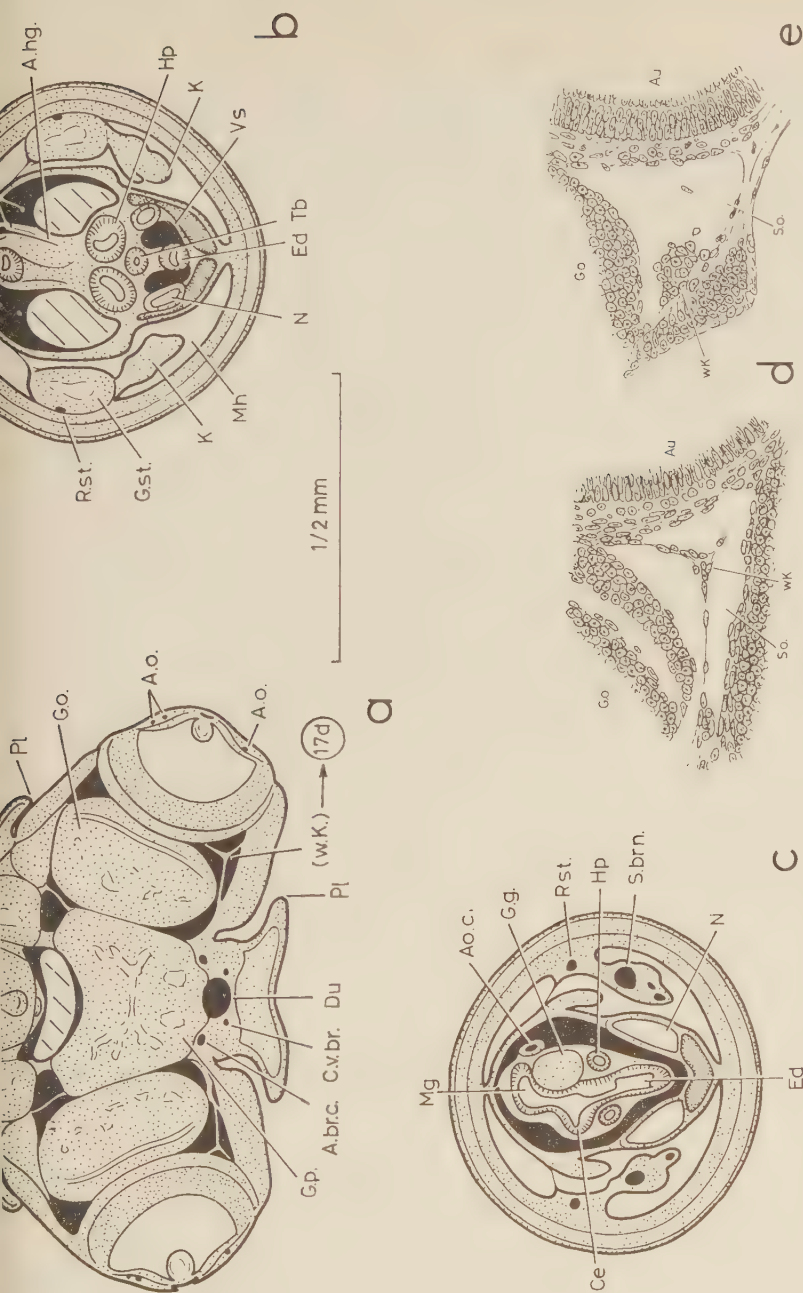


ABB. 17.

Stad. XIV (Querschnitte).

- a) Augensinus mit Anlage des weissen Körpers (vorerst nur ventral sichtbar), Augen- und Armarterien, Einmündungen des Armvenenringes.
 b) Mitteldarmregion (rostral), Aorta cephalica mit Abgang der Arteria hepatogastrica. Man beachte das aufgetriebene ventrale Mantelseptum (eng punktiert).
 c) Mitteldarmregion (caudal) mit den Venae mesentericae.
 d) Anlage des weissen Körpers (ventraler Teil) in Stad. XIV-XV.
 e) Gleicher Abschnitt in Stad. XVII-XVIII.

Der bedeutende Fortschritt, den die Entwicklung der Aorta cephalica im Stad. XIV macht, steht wiederum in unmittelbarem Zusammenhang mit der Ganglienentwicklung. Zunächst ist durch die massive Ausbildung der Cerebralkommissur — aber auch durch die dorsale Verlängerung des Mantels — Raum für die Verzweigung der Aorta im Nackengebiet geschaffen worden. Hier bilden ihre Schenkel nun einen weiten, hinter dem Cerebralganglion quer liegenden Blutraum, der sich jederseits nochmals aufzweigt. Je ein äusserer Ast zieht über das optische Ganglion zum Augenvulbus, auf dessen Aussenseite (der primären Cornea) er sich wiederum verzweigt (Abb. 18). Zwei innere Äste verlaufen von den oben genannten Gabelungsstellen unter dem Cerebralganglion rechts und links vom Dotterhals ventralwärts nach vorn, entsenden je einen Gefässast ins optische Ganglion, steigen weiter über das Visceralganglion ab und vereinigen sich unter dem Pedalganglion (zwischen den beiden mächtigen Trichternerven). Vor ihrer Vereinigung scheinen sie mit dem schon mehrfach erwähnten Venenschacht, dem sie unmittelbar anliegen, zu kommunizieren. Es ist anhand von Schnittpräparaten schwer festzustellen, ob die feine Trennmembran durchgehend geschlossen bleibt. Für eine eventuelle Kommunikation würde die Tatsache sprechen, dass die Arterien in diesem Entwicklungszustand zum Teil noch nicht an das Venensystem angeschlossen sind, die lebhaften Ventrikelpulsationen aber schon eine kräftige Strömung in den Arterien unterhalten. Im übrigen bestehen keine direkten Verbindungen der Aorta cephalica zum Kopfsinus. Bei den genannten Gefässen, die durch ihre ventrale Vereinigung einen geschlossenen Arterienring bilden, handelt es sich um die *Arteriae pedales*. Das aus ihrer Verschmelzung hervorgehende Gefäss verläuft unter dem Pedalganglion und teilt sich über dem blinden Vorderende der Kopfvene in die beiden *Arteriae brachiales communes*. An der Basis der Ventralarme verzweigt sich jeder dieser Arterienstämme in die eigentlichen Armarterien, die an der Aussenseite der Armganglien gegen deren Spitzen ziehen (noch ist das Innere der Armanlagen praktisch nur von den Ganglien erfüllt). Von dort kehren die Arterien an der Innenseite der Armganglien kopfwärts zurück und münden in ein noch unvollständiges Ringgefäss, das sich an der Aussenwand des Sinus brachialis differenziert und somit die Funktion eines embryonalen Armvenenringes übernimmt. Er besteht allerdings auch am Ende des Embryonallebens noch als voll ausgebildeter innerer Venenring, der mit dem definitiven äusseren in direkter Verbindung steht (s. unten).

Stad. XV. Praktisch gleichzeitig, im Stad. XIV—XV, beginnt sich der definitive Armvenenring auszubilden. Von der Dorsalseite her, wo er noch nicht zusammengeschlossen ist, können wir seinem Verlauf entlang der Basis der Armganglien folgen, zwischen denen er je einen „Primitivstamm“ aufnimmt, der seinerseits aus den *Venae brachiales superficiales* der betreffenden Arminnenseiten verschmolzen ist. Dazu kommt im Stad. XVI noch je ein Ast, der zwischen den Lateralarmen von dem „embryonalen“ Venenring her in den entsprechenden

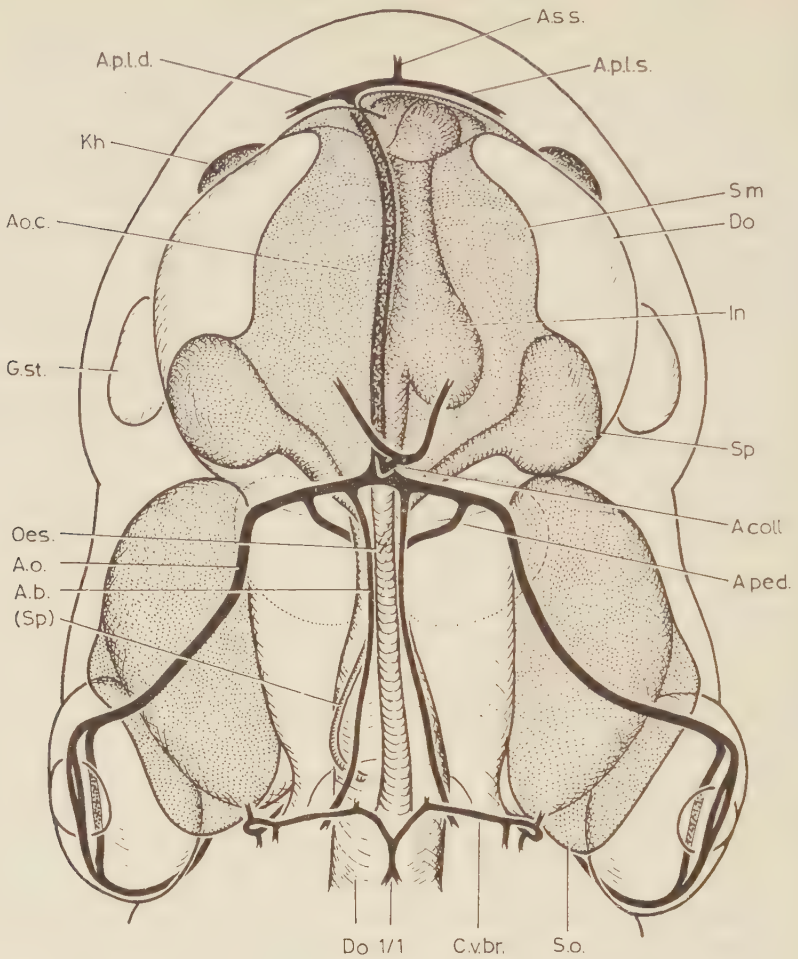
Primitivstamm zieht (später auch zwischen Dorsal- resp. Ventral- und Lateralarmen). Vor ihrer Einmündung auf der Ventralseite nehmen beide Schenkel die medialen Venen der Ventralarme auf. Diese beiden Gefässe treffen jedoch nicht getrennt von den Arminnenseiten ein, sie gehen vielmehr aus einem kurzen unpaaren Gefäßabschnitt hervor, der die beiden inneren *Venae brachiales superficiales* der Ventralarme aufgenommen hat. Eine ähnliche Anordnung finden wir im Stad. XVI auf der Dorsalseite nach der medialen Vereinigung der Dorsalarme. Dort verschmelzen die inneren Armvenen zu einem in der Mediane liegenden Primitivstamm, der sich dann in die beiden Schenkel des Armvenenringes aufspaltet. Dieser wird also völlig symmetrisch angelegt. Die von GRIMPE (1913, p. 542 f.) beschriebene Symmetrieverchiebung der Veneneinmündungen ist auch spätembryonal noch nicht zu beobachten. Nach der Aufnahme der ventromedialen Armvenen münden die beiden Schenkel des Venenringes an den Seiten des unteren Dottergefäßes (vor seiner Verzweigung zu den Augensinus) ein.

Zusammen mit den Armvenen treten auch die Wurzeln der *Venae circumorbitales* und der *Venae supraorbitales* auf, die mit dem Vorwachsen der Primärlidfalte in den folgenden Stadien in ihre definitive Lage gelangen.

Am Ventrikel haben sich im Stad. XIV—XV die Aortenklappen ausdifferenziert. Als neue Arterien erscheinen etwa gleichzeitig die *Arteria hepatogastrica*, die an der Vorderseite des Ganglion gastricum zum Hepatopankreas absteigt (Abb. 17 b), eine vordere Mantelarterie, die unmittelbar vor der Verzweigung der *Aorta cephalica* entspringt (es dürfte sich dabei um eine der *Arteriae collares* handeln) und die beiden *Arteriae buccales*, die unmittelbar nach der Gabelung der *Aorta cephalica* abzweigen und bis in die vordersten Teile des Schlundkopfes ziehen (Abb. 18 a).

Als eine der wichtigsten Veränderungen im Laufe des Stad. XV ist schließlich die Reduktion und Umgestaltung des Sinus posterior zu nennen. Der Zusammenhang dieser Entwicklung mit der Vergrößerung der Pericardhöhle ist schon von FAUSSEK (1901, p. 138) anhand der Entwicklung von *Loligo* hervorgehoben worden. So ist — wie wir gesehen haben — bereits im Stad. XIII—XIV die Einmündung der Venenschenkel in den Sinus posterior durch die Pericardhöhle verdrängt worden. Das gesamte Blut der Venenschenkel wird fortan von den Kiemenherzen aufgenommen, die es vorerst direkt an den Ventrikel weiterleiten. Gleichzeitig haben sich die ersten Anschlüsse der Aorten an das Venensystem gebildet, so dass sich das allerdings weiterhin venöse Blut (eine Arterialisierung durch die Kiemen findet ja noch nicht statt) nun auf neuen Wegen in den Sinus brachialis und in den Sinus posterior ergiesst. Jene seitlichen Teile des Sinus posterior, die an der Innenseite des Mantels verbleiben und die in den Mantellakunen gesammelten Venen aufnehmen, werden im frühen Verlauf des Stad. XV ihrerseits isoliert, indem die seitlichen Längsverbindungen zum eigentlichen Sinus mesentericus vom Pericard verdrängt werden; der rechte Teil wird

zudem noch von dem verbleibenden Rest des Sinus posterior getrennt. Dieser Sinusrest zieht vom linken Mantelvenenkomplex als Gefäßverbindung zum



a

ABB. 18.
Stad. XVI. a) dorsal.

Sinus mesentericus über die Gonadenanlage und mündet in dessen Coecalteil ein. Der mittlere Teil des Sinus posterior wird somit zur Vena genitalis¹ reduziert, während die seitlichen Teile als Venae palliales und deren zuführende Gefäße im Venennetz des Mantels aufgehen. Noch fehlen allerdings die proximalen Teile der

¹ Eine Arteria genitalis wird embryonal nicht ausgebildet.

Venae palliales, welche die beiden isolierten Komplexe an die Venenschenkel anschliessen. Sie bilden sich noch im Stad. XV als enge Gefässe, die von den Sinus-

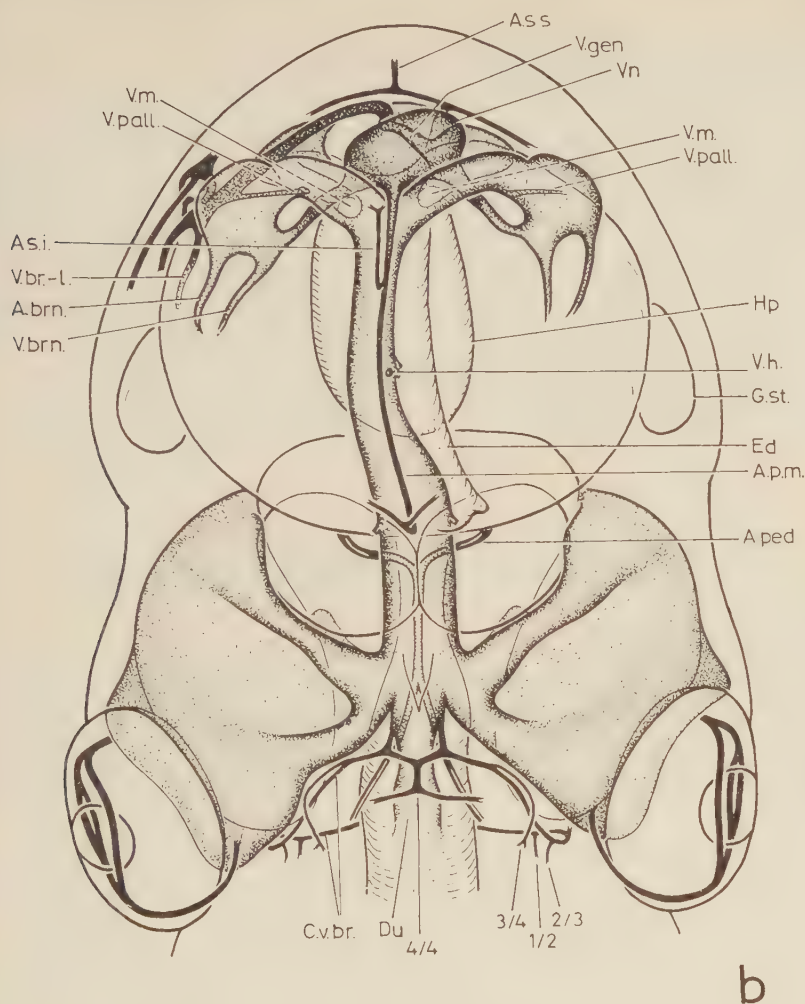


ABB. 18.
Stad. XVI. b) ventral.

resten über den vorderen Teil der Kiemenherzen (ausserhalb des Harnsackes) zu den Venenschenkeln an deren Einmündung in die Kiemenherzen führen (Abb. 18 b). Wenig später bildet sich — ausgehend von der Ausmündung dieser neuen, proximalen Venenteile — auf jeder Seite die Vena branchiolinealis aus, die in der äusseren Kiemenkante parallel zu der in Bildung begriffenen Kiemenarterie bzw. Kiemenvene verläuft. Die Venae palliales stellen ihrer Entstehung nach somit

ausgesprochen heterogene Gebilde dar. Anhand von GRIMPES Textfigur 2 (1913, p. 538) sei dieser Tatbestand im Schema der Abb. 19 gezeigt. Der zwischen Vena branchiolinealis und Venenschenkel liegende Teil ist das oben beschriebene neu gebildete proximale Ende, der zwischen Ramus superior und Vena branchiolinealis rostralwärts laufende Abschnitt stellt den Rest einer Seite des Sinus posterior dar, ist also der ontogenetisch älteste Anteil, der rückläufige Ramus stellaris geht auf die im Stad. XIV gebildeten zuführenden Venen dieser seitlichen Partien zurück. Der Ramus superior schliesslich ist aus jenen im Stad. XII entstandenen dorsalen Venenausbuchtungen des Sinus posterior hervorgegangen, die über der Schalen-

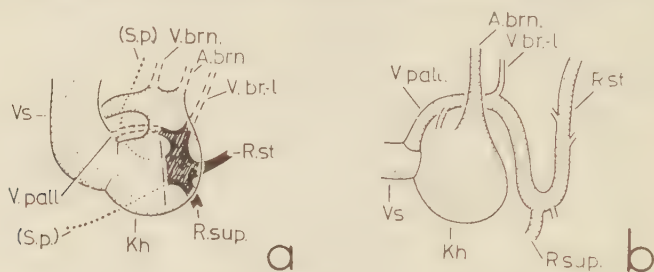


ABB. 19.

Schema zur Verdeutlichung der Herkunft (a. embryonal) der einzelnen Teile der Vena pallialis (b. adult. Nach GRIMPE, 1913).

drüse in das Mantelmesoderm vorgedrungen sind und sich zu den Mantellakunen erweitert haben. Diese Beziehung zur Schalenanlage, die im Laufe der Entwicklung an die Seiten des Mantels zu liegen kommen (APPELLÖF, 1898), bleibt zeitlebens erhalten (GRIMPE, 1913, p. 558: „Die Durchbruchsstelle des Ramus superior durch den Mantel findet unmittelbar am rudimentären Schulp... jeder Seite statt.“).

Im ventralen Teil des Cephalopodiums vollendet sich die Neuverbindung der Augensinus mit der Vena cephalica, die sich seit dem Stad. XII in ihren Vorstufen abgezeichnet hat. Als erste Etappe haben wir im Stad. XIV die Verbindung des ventralen Dottergefäßsteiles mit den Augensinus und die Einpassung des Kopfvenenvorderendes in die entstandene Gefässgabel festgestellt. Die verbliebenen dünnen Trennwände brechen nun an ihren Hinterenden durch; dies geschieht gleichzeitig mit dem Verschluss des vertikalen Venenschachtes, der bisher noch einen Zufluss aus dem dorsalen Teil des unteren Dottergefäßes in die Vena cephalica gestattete. Nach dem Durchbruch des unteren Dottergefäßes zur Kopfvene bilden die verbliebenen Trennwände nun einen Klappemechanismus von V-förmigem Grundriss, der das Blut aus den Augensinus und dem unteren Dottergefäß in die Vena cephalica strömen lässt, bei deren gegen Ende des Stad. XV einsetzenden Kontraktionen aber ein Zurückströmen verhindert (Abb. 18 b).

Im Laufe des Stad. XV erfährt der innere Dottersack eine so weitgehende Reduktion, dass sein Blutsinus beträchtliche Tiefe annehmen kann. Als grosse Gegenbewegung beginnt zu einem nicht näher definierbaren Zeitpunkt (d. h. in individuell unterschiedlichen Zuständen der inneren Dotterreduktion) das Anwachsen des inneren Dottersackes durch Verfrachtung des extraembryonalen Dottermaterials ins Körperinnere (vgl. PORTMANN, 1926). Zwar gehen die Pulsationen des äusseren Dottersackes weiter, und das Einströmen von Blut in den Embryo ist bis in späte Embryonalstadien zu beobachten, eigentliche Träger der Kreislauffunktionen sind dagegen fortan die pulsatile Organe im Embryo selbst, vor allem Ventrikel und Kiemenherzen, deren Puls vom Stad. XV an völlig koordiniert erfolgt, dann aber auch die Kopfvene, die in späteren Stadien — unabhängig von den zentralen Kreislauforganen — verhältnismässig lebhaft Pulsationen zeigt (vgl. PORTMANN, 1926).

Mit dem Beginn der Dotterverfrachtung beginnt also eine neue Phase, die als letzte embryonale Kreislaufperiode den kontinuierlichen Übergang zum freien Larvenleben vorbereitet.

ZUR ENTWICKLUNG DES KREISLAUFSYSTEMS WÄHREND DER DRITTEN KREISLAUFPERIODE (STAD. XVI - SCHLÜPFZUSTAND)

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, ist eine detaillierte Schilderung der späten Kreislaufentwicklung erst im Zusammenhang mit einer eingehenden Untersuchung der Organdifferenzierungen sinnvoll — beides ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht möglich. Immerhin sollen kurz die wichtigsten Veränderungen genannt werden, die das Kreislaufsystem im Laufe der späten Embryonalstadien erfährt.

Sinus mesentericus. Von der Vergrösserung des inneren Dottersackes am unmittelbarsten betroffen ist dessen Blutsinus. Er wird auf der Ventralseite völlig verdrängt. Auf der Dorsalseite, wo vor allem die Ingluvies die Dotteroberfläche einsenkt, nimmt er die für den Vorderteil (Pars salivalis) des Sinus mesentericus typische Sattelform an, dessen rostrale Verbreiterung durch Form und Lage der hinteren Speicheldrüsen gegeben ist. Die Pars gastrica und die Pars coecalis differenzieren sich als Magen und Coecum eng umschliessende Sinustaschen aus (Abb. 18).

Für das Problem der Dotterresorption ist die Tatsache von Bedeutung, dass das gesamte Hepatopancreas, das auch bei *Octopus* augenscheinlich die erste Stufe im Mechanismus der Dotterresorption in den späten Embryonalstadien bildet, vom Sinus mesentericus getrennt wird. Im Stad. XVI bilden sich zwar Vena pancreatica und Vena hepatica aus, wichtiger erscheint jedoch die Tatsache, dass vom Stad. XIX an Magen, Coecum und Ingluvies von dem gleichen

Material erfüllt sind, das sich in den grossen Hohlräumen des Hepatopancreas findet.

Sinus venosus buccalis. Nachdem bis ins Stad. XV die Schlundmasse nur an ihrer Ventralseite vom Sinus des Dotterhalses begleitet war, bildet sich in den späteren Stadien im Zusammenhang mit dem dorsalen Zusammenschluss des Armkranzes (und damit der Versenkung der Schlundmasse) der Sinus buccalis aus. Seine Verbindung zum Sinus mesentericus, die Vena perioesophagialis („Ductus Edwardsi“) ist bis in die spätesten Embryonalstadien nicht erkennbar, indem der Oesophag rings von Ganglien fest umschlossen ist. Der Ductus reuniens, der den Sinus buccalis mit der „suprainfundibularen Erweiterung“ der Vena cephalica verbindet, wird während der Embryonalzeit nicht ausgebildet.

Vena cava. Im Laufe des Stad. XVI wird der rechte primäre Venenschenkel völlig vom Enddarm „verdrängt“. Die Einmündungen der Venae mesentericae liegen dabei vorerst an der definitiven Gabelungsstelle selbst (Abb. 17c), ihre Lage an den Venenschenkeln ergibt sich erst durch deren Ausdifferenzierung im Stad. XVI.

Der rostrale Verschluss der suprafundibularen Erweiterung der Vena cephalica erfolgt erst mit der völligen Reduktion oder dem Abfallen des äusseren Dottersackes. Noch im Stad. XIX ist deutlich ein schwacher Blutstrom aus dem äusseren Dottersinus zu beobachten.

Sinus ophthalmici. Mit der massiven Ganglienentwicklung und der fast völligen Verdrängung des Dotters im Cephalopodium werden die Augensinus isoliert. Das vor allem aus den Augenarterien einströmende Blut umspült die optischen Ganglien distal praktisch allseitig, die Sinusspalten sind jedoch grösstenteils sehr flach, so dass sie auf Schnitten vielfach kaum noch feststellbar sind und nur durch Injektionen an lebenden Embryonen dargestellt werden können (Taf. I, 5). Auf der Ventralseite sammelt sich das Blut der Augensinus in den (aus den früheren „medialen Längskanälen“ hervorgegangenen) noch äusserst kurzen Anlagen der Venae ophthalmicae. Im Zusammenhang mit der Entwicklung der Augensinus muss auf die von FAUSSEK (1901, p. 168) ausgesprochene Vermutung hingewiesen werden, dass die Ektodermverdickungen der Augensiele nicht zum „weissen Körper“ (dem blutbildenden Organ der Cephalopoden) werden. Tatsächlich liegen sie bis ans Ende des Embryonallebens ausserhalb des Augensinus, während auch bei *Octopus* im Stad. XIV-XV sich zuerst in den ventralen Teilen zwischen Auge und optischem Ganglion eine Membran ausspannt (Abb. 17 a, d, e), die sich offenbar von der Oberfläche des optischen Ganglions abhebt. Sie entspricht der von FAUSSEK (1901, p. 133) beschriebenen und wächst zu einem im Augensinus liegenden Ring aus, dessen Lage genau der des weissen Körpers der Adultformen entspricht.

Kiemen. Gegen Ende des Stad. XIV setzt die Ausbildung des Kiemenkreislaufs ein; von der Umkehrstelle des abführenden Kiemenherzgefässes, dem Sinus branchialis, ausgehend dringen die Anlagen der eigentlichen Kiemenarterie und

der Kiemenvene rostralwärts vor und vereinigen sich wieder nach kurzem Verlauf. Mit der Verlängerung der Kieme und der Ausdifferenzierung der Kiemenlamellen bilden sich in den späteren Stadien die ersten Querverbindungen zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene (Kiemengefäße zweiter Ordnung, s. JOUBIN, 1885). Der Hauptstrom des Blutes geht aber bis gegen Ende des Embryonallebens noch direkt in den proximalen Teil der Kiemenvene über; die als Rest des Sinus branchialis verbleibende breite Verbindung (Abb. 18b) schwindet erst in den letzten Embryonalstadien.

Mantel. Der Beginn der Mantelvaskularisation im Stad. XIV mit der Anlage des sog. Siphonalplexus ist weiter oben geschildert worden. Für die Beurteilung der weiteren Mantelentwicklung geben diese Gefäße wichtige Anhaltspunkte. So zeigt etwa die Abzweigung der Arteria siphonalis inferior von der Arteria pallialis media sowie deren beider Eintrittsstellen in den Muskelmantel die Wachstumsverteilung im ventralen Mantelbereich, andererseits auch die caudale Verlängerung der hinteren Mitteldarmteile und der zentralen Kreislauforgane im

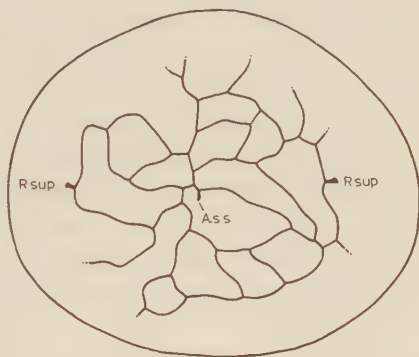


ABB. 20.

Der Siphonalplexus im Stad. XVI mit bereits völlig unsymmetrischer Gefäßverteilung (caudale Ansicht).

Zusammenhang mit dem Anwachsen des inneren Dottersackes (man vergleiche dazu die Lage der Stellarganglien im Stad. XIV und im Stad. XVI !). Als Beispiel für die Unregelmässigkeit, die die spätere Gefäßdifferenzierung im Mantel beherrscht, mag der in Abb. 20 dargestellte frühe Siphonalplexus dienen, der bereits im Stad. XVI keinen symmetrischen Anlageplan mehr erkennen lässt.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Ein umfassender Vergleich der Organogenese von Decapoden und Octopoden ist aufgrund unserer bisherigen Kenntnisse noch nicht möglich. Immerhin können einige grundsätzliche Fragen durchaus anhand einzelner Befunde angegangen werden.

Bei der vergleichenden Betrachtung der (alten) Ordnungen *Decapoda* und *Octopoda*, die sich durch einige gruppentypische Besonderheiten in ihrer Anatomie klar gegeneinander abgrenzen lassen, stellt sich hinsichtlich ihrer Organogenese in erster Linie die Frage nach dem Grad der Gemeinsamkeit des Anlageplanes.

Dessen grundsätzliche Übereinstimmung in beiden Gruppen erscheint bereits in der streng bilateralen Symmetrie in der frühen Keimentwicklung sowie in der

Paarigkeit in der Anlage der meisten Organe, vor allem aber in der weiteren Ausbildung der Keimscheibe, die sich nur in ihrer Form der jeweiligen Dottermenge (s. unten) anpasst. Diese prinzipiell gleiche Keimentwicklung fusst auf einer schon früh festgelegten, weitgehend definitiven Lagebeziehung der Organanlagen untereinander, beziehungsweise der entsprechenden Regionen des Dotterepithels, das — wie ARNOLD (1965) gezeigt hat — die Determination der frühembryonalen Zellschichten zu Organanlagen induziert. Diese grundsätzliche Einheitlichkeit wird von einer sich auf beide Gruppen erstreckenden Variabilität der artspezifischen relativen Dottermenge überlagert (MANGOLD-WIRZ, 1963, 1966), deren möglicher Einfluss auch auf frühe Bildungsprozesse noch zu erforschen bleibt; von grossem Interesse hierfür wäre eine vergleichend embryologische Untersuchung von Zwillingsarten, die sich in ihrer Eigrösse unterscheiden (*Octopus bimaculatus* und *Octopus bimaculoides*).

Die anatomischen Unterschiede zwischen Decapoden und Octopoden beruhen (ontogenetisch) auf verschiedener Ausgestaltung im Wesentlichen gleicher Organanlagen, die bei Octopoden indessen stärker im Hinblick auf ihren definitiven Zustand modifiziert sein können (Unterdrückung sog. „phylogenetischer Reminiszenzen“).

So ist — was das Kreislaufsystem betrifft — etwa das Fehlen einer doppelten Anlage der Aorta cephalica, wie sie für *Loligo* beschrieben ist, als Unterdrückung einer solchen Reminiszenz zu deuten; das relativ späte Auftreten des Ventrikellumens dürfte ebenfalls mit aufgrund dieser Tendenz zu erklären sein. Wieweit das vom Ventrikel getrennte (offensichtlich vom Sinus branchialis ausgehende) Auftreten der „Vorkammern“ oder proximalen Teile der Kiemenvenen auf dieses späte Auftreten des Ventrikellumens zurückzuführen ist, sei dahingestellt. Dass über die Paarigkeit der Herzanlage selber kein Zweifel besteht, ist im entsprechenden Kapitel hervorgehoben worden.

Die Ausbildung des venösen Systems von *Octopus* zeigt, abgesehen von der Sonderbildung des Sinus mesentericus, eine weitgehende Übereinstimmung mit dem von Decapoden bekannten Entwicklungsgang; so vor allem hinsichtlich des Sinus posterior mit den Mantelvenen und deren sekundärer Verbindung zu den Venenschenkeln sowie seiner Reduktion zur Vena genitalis.

Die Ausgestaltung des Sinus cephalicus, deren genaue Beschreibung bei Decapoden vernachlässigt worden ist, führt bei *Octopus* in einer den Vorgängen bei *Loligo* völlig entsprechenden Weise zu der eigenartigen Neuverbindung der ventralen Sinusteile (vgl. PORTMANN, 1926).

Endlich hat die definitive Hohlvenengabel von *Octopus* ihre Entsprechung in einer hinteren Querverbindung der Venenschenkel bei Sepioliden (NÆF, 1910).

ZUSAMMENFASSUNG

Das venöse System von *Octopus vulgaris* beginnt sich im Stad. VII—VIII (NAEF, 1928) durch Ablösung zuerst des äusseren Dottersackes, dann auch weiter Teile des Kopfabchnittes vom Dottersyncytium zu bilden (Abb. 1, 2).

Mit der im Stad. VIII erscheinenden paarigen Anlage des Sinus posterior setzt sich die Lakunenbildung zuerst seitlich in die hinter der Mitteldarmanlage gelegenen Teile fort (Abb. 1, 3).

Im Stad. IX, in dessen Verlauf der Dottersackpuls einsetzt, stellen die Anlagen der Venenschenkel eine doppelte ventrale Längsverbindung zwischen den genannten Sinusteilen her (Abb. 4, 5c).

Im Kopfgebiet führt die tiefe Einbuchtung des Stomodaeums und die weitgehende Ablösung der Ganglienanlagen vom Ectoderm im Stad. IX zur Ausbildung des Sinus cephalicus, der ventral zwischen den Statocystenanlagen eine auffallend tiefe Rinne bildet (Abb. 4, 5a, b).

Die weitere Ausgestaltung des venösen Systems vom Stad. X an ist in erster Linie durch die Massierung und radiäre Konzentration des Ganglienringes sowie der Mitteldarmanlage bestimmt (Abb. 6, 8, 10).

Neben dem Auftreten der Anlagen von Kiemenherzen, Mantelvenen und Mesenterialvenen führt der caudale Verschluss der Mitteldarmanlage im Stad. XII zur Vereinigung der beiden Teile des Sinus posterior sowie der noch massiven Anlagen des Ventrikels, dessen Lumen erst nach der medialen Verschmelzung der Anlagen auftritt (Abb. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

Der Anschluss der im Stad. XIII ausgebildeten Kiemenvenen an den Ventrikel erfolgt im Stad. XIII-XIV, lange bevor die Vaskularisation der Kiemen selbst einsetzt.

Die Kiemenherzen zeigen gegen Ende des Stad. XII erste Kontraktionen, der Ventrikel im späteren Stad. XIII.

Die Ausbildung der Aorten und ihr Anschluss an das venöse System erfolgt in den Stadien XIII und XIV, indem die Aorta posterior einen Teil der Mantelversorgung übernimmt und die Aorta cephalica vor allem die Kopforgane und die Armanlagen durchblutet (Abb. 16, 17a).

Die Ganglienentwicklung führt zu einer Neuverbindung der ventralen Teile des Kopfsinus in den Stadien XIV und XV (Abb. 16, 18b, c).

Gleichzeitig wird der Sinus posterior durch das Perikard eingeengt, die Mantelvenen von ihm getrennt und durch neu sich bildende Gefässe an die Venenschenkel angeschlossen (Abb. 18b, 19a).

Die Ausbildung der definitiven Hohlvenengabel beginnt bereits im Stad. XIV mit dem Auftreten einer hinteren Querverbindung der primären Venenschenkel und vollendet sich mit dem Anwachsen des inneren Dottersackes im Stad. XV, das u.a. zu einer Streckung des Enddarmkomplexes führt (Abb. 16b, 18b).

Vor allem aber folgt aus dieser Dottermassierung die typische Ausbildung des Sinus mesentericus (Abb. 18a).

Die Bildung des definitiven Armvenenringes und seine Verbindung mit dem im Stad. XIV angelegten embryonalen Ring erfolgt im Stad. XV, sein dorsaler Schluss mit der Vereinigung der Dorsalarme im Stad. XV-XVI, aus der auch die Ausbildung des Buccalsinus folgt (Abb. 18, 16b).

Das Blutzellen bildende Organ, der sog. „weisse Körper“, bildet sich von einer Membran ausgehend, die im Stad. XIV—XV im Augensinus an der Innenseite des Augenbulbus auftritt (Abb. 17a, d, e).

RÉSUMÉ

La formation du système veineux d'*Octopus vulgaris* débute au stade VII-VIII (NAEF, 1928) par la séparation, d'abord du sac vitellin externe, puis de certaines parties de la zone céphalique du syncytium vitellin (Fig. 1, 2).

Avec l'apparition de l'ébauche paire du sinus postérieur au stade VIII, la formation de lacunes s'étend des deux côtés dans les parties situées en arrière de l'ébauche de l'intestin moyen (Fig. 1, 3).

Au stade IX, au cours duquel commencent les pulsations du sac vitellin externe, les ébauches des veines caves forment à la face ventrale une double communication longitudinale entre les parties des lacunes mentionnées (Fig. 4, 5c).

Dans la partie céphalique, l'enfoncement profond du stomodeum et la séparation avancée des ébauches ganglionnaires de l'ectoderme qui ont lieu au stade IX, conduisent à la formation du sinus céphalique qui comprend à sa face ventrale une gouttière transversale profonde (Fig. 4, 5a, b).

A partir du stade X, le développement du système veineux est principalement défini par l'épaississement et la contraction radiaire de l'anneau ganglionnaire ainsi que par la fermeture annulaire de l'ébauche de l'intestin moyen (Fig. 6, 8, 10).

A part l'apparition des cœurs branchiaux, des veines palléales et des veines mésentériques au stade XII, la fermeture caudale de l'intestin moyen est suivie de la fusion, d'une part des deux parties du sinus postérieur, d'autre part des ébauches encore massives du cœur dont la cavité ne se forme qu'après cette fusion (Fig. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

La jonction des veines branchiales (formées au stade XIII) au cœur a lieu au stade XIII-XIV, bien avant le début de la vascularisation de la branchie même.

Les cœurs branchiaux présentent les premières contractions vers la fin du stade XII, le cœur dans la deuxième moitié du stade XIII.

La formation des aortes et leur communication avec le système veineux a lieu aux stades XIII et XIV; l'aorte postérieure pourvoit à la partie postérieure du manteau, l'aorte céphalique irrigue surtout les organes du céphalopodium (Fig. 16, 17a).

Le développement des ganglions est suivi de la formation d'une nouvelle communication entre les parties ventrales du sinus céphalique aux stades XIV et XV (Fig. 16, 18b, c).

En même temps, le sinus postérieur est réduit par l'agrandissement du péri-carde, les veines palléales sont séparées du sinus et elles sont reliées aux veines caves par de nouveaux vaisseaux (Fig. 18b, 19a).

La formation de la bifurcation définitive de la veine cave débute déjà au stade XIV par l'apparition d'une communication transversale postérieure à l'intestin et s'achève — le complexe intestinal étant allongé — au cours de l'extension du sac vitellin interne au stade XV (Fig. 16b, 18b).

La concentration de la masse vitelline conduit de plus à la formation typique du sinus mésentérique (Fig. 18a).

L'apparition de l'anneau veineux brachial définitif et sa jonction à l'anneau embryonnaire a lieu au stade XV, sa fermeture dorsale est réalisée par la réunion des bras dorsaux au stade XV-XVI; celle-ci est, de plus, suivie de la formation du sinus buccal (Fig. 18, 16b).

L'organe hémopoïétique, le «corps blanc», se forme à partir d'une membrane qui apparaît au stade XIV-XV dans le sinus situé entre l'œil et le ganglion optique (Fig. 17a, d, e).

SUMMARY

The formation of the venous system of *Octopus* begins at stage VII-VIII (NAEF, 1928) first by a separation of the outer yolk sac and thereafter of large parts of the cephalopodium (cephalic sinus) from the yolk syncytium (Fig. 1, 2).

In stage VIII and IX paired rudiments of the posterior sinus form blood lacunae in connexion with the cephalic sinus on each side of the posterior part to the mid-gut rudiment (Fig. 1, 3, 4).

At stage IX, during which pulsation of the outer yolk sac begins, paired rudiments of the vena cava form a ventral longitudinal communication between these lacunae (Fig. 4, 5c).

In the cephalic region, the formation of the stomodaeum and the extensive separation of the ganglion rudiments from the ectoderm at stage IX result in increasing definition of the cephalic sinus, which forms a conspicuous transverse groove between the rudiments of the statocysts (Fig. 4, 5a, b).

The further shaping of the venous system from stage X on is controlled above all by the radial concentration of the ganglion ring and the mid-gut rudiment (Fig. 6, 8, 10).

With the appearance of the branchial heart rudiments, the mantle veins and the mesenteric veins, the two parts of the posterior sinus unite medially, as do also the paired massive rudiments of the heart, the cavity of which appears only after fusion (Fig. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

The junction of the branchial veins (formed at stage XIII) to the heart occurs at stage XIII-XIV, long before the beginning of branchial vascularisation.

The branchial hearts begin to pulsate at about the end of stage XII; the heart, at the later stage XIII.

The formation of the aortae and their junction to the venous system occurs at the stages XIII and XIV, the posterior aorta taking over a part of the mantle supply, the cephalic aorta that of the cephalic organs and of the arm rudiments (Fig. 16, 17a).

The development of the ganglia results in a new connexion between the ventral parts of the cephalic sinus (at the stages XIV and XV), (Fig. 16, 18b, c).

At the same time, the posterior sinus is restricted by development of the pericardium, the mantle veins are separated from it and joined to the venae cavae by newly-formed vessels (Fig. 18b, 19a).

The definitive bifurcation of the vena cava first appears at stage XIV as a posterior link between the two primary vena cava limbs and is completed by the growth of the inner yolk sac at stage XV that leads to an elongation of the hind-gut complex (Fig. 16b, 18b).

This inner concentration of yolk is above all responsible for the typical shaping of the sinus mesentericus (Fig. 18a).

The formation of the definitive arm-vein ring and its connexion with the embryonic ring formed at stage XIV occurs at stage XV; and its dorsal closure results from the union of the dorsal arms at stage XV-XVI, which is also responsible for the formation of the buccal sinus (Fig. 18, 16b).

The "white body" (the organ for blood-cell formation) is formed from a membrane which appears at stage XIV-XV in the ophthalmic sinus, at the inner side of the eyeball (Fig. 17a, d, e).

ZEICHENERKLÄRUNG

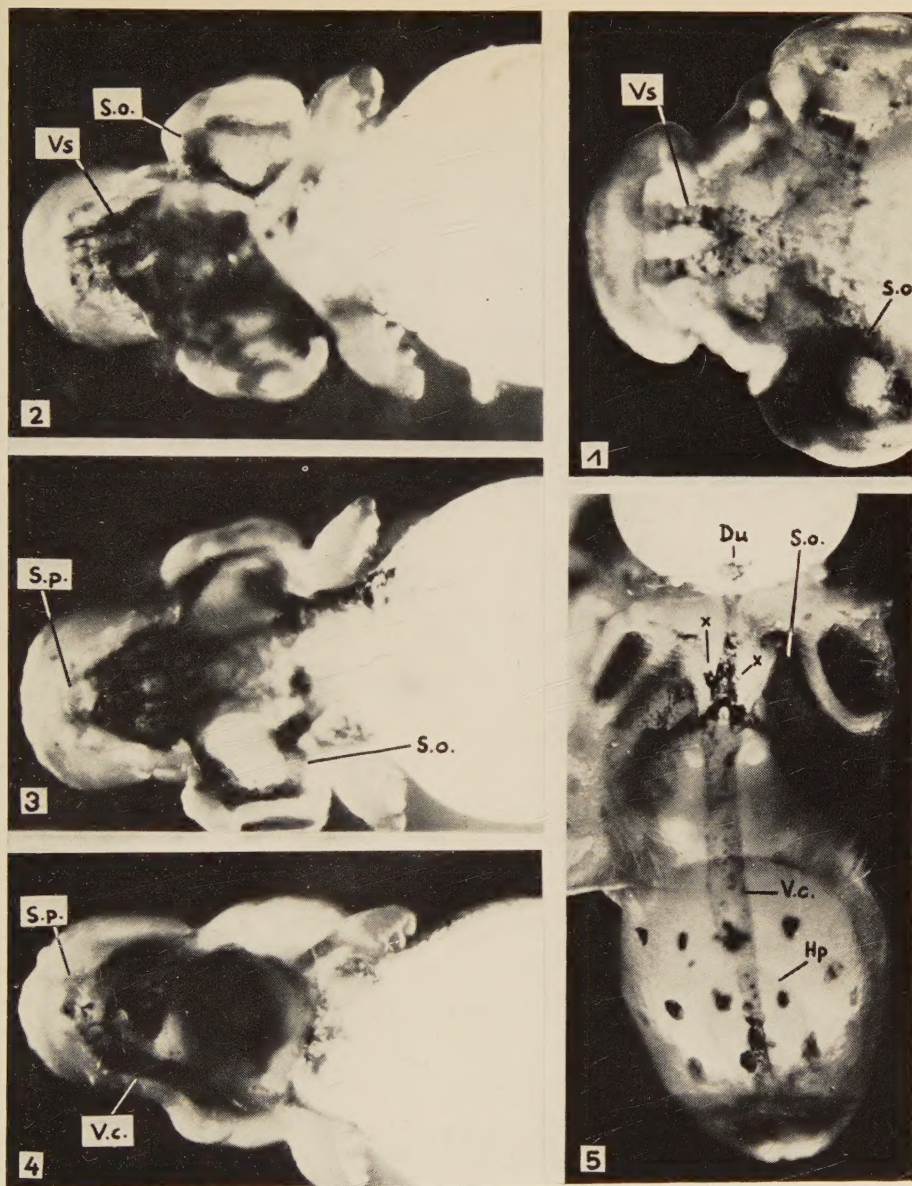
A.b.	Arteriae buccales
A.br.c.	„ brachiales communes
A.brn.	Arteria branchialis
A.coll.	„ collaris
A.hg.	„ hepatogastrica
A.o.	„ ophthalmica
A.p.l.s.	„ pallialis lateralis sinistra
A.p.l.d.	„ „ „ dextra
A.ped.	Arteriae pedales
A.p.m.	Arteria pallialis media
A.s.i.	„ siphonalis inferior
A.s.s.	„ „ superior
Ao.c.	Aorta cephalica
Ao.p.	„ posterior

Au	Auge (œil, eye)
Ar	Arm (bras)
Ave	embryonaler Armvenenring (embr. „C.v.br.“)
Ce	Caecum
Co	Cœlomanlage (ébauche coelom.)
C.v.br.	Circulus venosus brachialis
Do	Dotter (vitellus, yolk)
Du	unteres Dottergefäß (vaisseau v.inf., inferior y.vessel)
Ed	Enddarm (rectum, hind-gut)
G	Gonade
G.c.	Ganglion cerebrale
G.g.	„ gastricum
G.o.	„ opticum
G.p.	„ pedale
G.st.	„ stellare
Gs	„Gürtelsinus“
Hp	Hepatopancreas
In	Ingluvies
K	Kieme (branchie, gill)
Kh	Kiemenherz (cœur branchial, branch. heart)
Kv	Kiemenvene (veine branchiale, branch. vein)
Lv	ventromediale Längskanäle des S.o.
Ma	Mantel
Md	Mitteldarm (intestin moyen, mid-gut)
Mg	Magen (estomac, gizzard)
Mh(d)	(dors.) Mantelhöhle (cavité palléale, m. cavity)
MI	„Mantellakune“
N	Niere (rein, kidney)
Oes	Oesophag
P	Pericardhöhle (cavité pericard., p. cavity)
Pl	Primärlidfalte (paupière primaire, prim. lid)
Ra	Radulatasche
R.st.	Ramus stellaris Venae pallialis
R.sup.	„ superior „ „
S.brc.	Sinus brachialis
S.brn.	„ branchialis
S.m.	„ mesentericus
S.o.	„ ophthalmicus
S.p.	„ posterior
Sd	Stomodaeum
Sp	Speicheldrüse (glande salivaire, saliv. gland)
St	Statocyste

Tb	Tintenbeutel (poche du noir, ink-sac)
Tr	Trichter (entonnoir, funnel)
V.c.	Vena cava (s. cephalica)
V.br.-l.	„ branchio-linealis
V.brn.	„ branchialis
V.gen.	„ genitalis
V.h.	„ hepatica
V.m.	„ mesenterica
V.pall.	„ pallialis
Vn	Ventrikel (cœur, systemic heart)
Vs	Venenschenkel (branches de la V.c., vein-limbs)
wK	weisser Körper (corps blanc, white body)

LITERATUR

- ARNOLD, J. M. 1965. *The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid, Loligo pealii (Lesueur)*. Biol. Bull., 129: 72-78.
- BOBRETZKY, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden*. Nachr. Ges. Freunde Naturkennt. Moskau, 24, (russisch).
- BOLETZKY, S. v. 1967. *Die Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool., 74: 555-562.
- FAUSSEK, V. 1901. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden*. Mitt. zool. Stat. Neapel, 14: 83-237.
- GRIMPE, G. 1913. *Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden, Teil I. Octopoda*. Z. wiss. Zool., 104: 531-621.
- JOUBIN, L. 1885. *Structure et développement de la branchie de quelques céphalopodes des côtes de France*. Arch. Zool. exp. gén. (2) 3: 75-150.
- MANGOLD-WIRZ, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane*. Vie et Milieu, suppl. 13: 285 pp.
- 1966. *Eigrösse und postembryonale Phase der Tintenfische*. Documenta Geigy, Nautilus 1.
- MARTHY, J. 1968. *Die Organogenese des Cælomsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool., 75: 723-763.
- NAEF, A. 1909. *Die Organogenese des Cælomsystems und der zentralen Blutgefäße von Loligo*. Jena. Ztschr. f. Naturw., 45, NF 38: 221-266.
- 1910. *Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden*. Zool. Anz., 36: 316-329.
- 1921-1928. *Die Cephalopoden*. Fauna Flora Golf. Neapel. 35. Monogr.
- PAINLEVÉ, J. 1958. *Embryogenèse de la pieuvre Octopus vulgaris*. (Film). Inst. Cinématogr. Scientif., Paris.
- PORTMANN, A. 1926. *Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei Loligo vulgaris*. Ztschr. Morph. Oekol. d. Tiere, 5: 406-423.



TAFEL I

Lebende *Octopus*- Embryonen, Kreislaufsystem injiziert.

1. Stad. XI, ventral; 2.-4. Stad. XIII-XIV, ventral, dorsal, lateral; 5. Stad. XVII, ventral.

x = Einmündungen des C.v.br.

